UNIVERSITY
OF
TORONTO
LIBRARY

Versuch einer Rekonstruktion von Steinkohlenpflanzen von H. Potonié.

Links vorn: *Lepidodendron* mit bloßgelegter Stigmaria. Links dahinter: Farnbaum von *Pecopteris plumosa* mit „Aphlebien". Der Schlingfarn um den hohen Stamm rechts davon ist *Sphenopteris Hoeninghausi (Lyginodendron)*. In der Mitte vorn: Sphenophyllen als Schwimmpflanzen behandelt. Dahinter Calamiten-Röhricht. Rechts vorn: Sigillarie, die aber zuviel Verzweigung zeigt (nur 1—2 mal ist anzunehmen). Die Schlingfarne sind *Mariopteris muricata*. Links neben der Sigillarie einige Cordaitenbäume mit bandförmigen Blättern. Am Boden liegend rechts: *Ulodendron* mit großen Narben, dahinter Sigillarie von Zuckerhutform. Ein *Megaphyton*-Farnstamm liegt unter dem hohen Stamm mit *Sphenopteris Hoeninghausi* links.

Bot.
G.

Fortschritte der
Geologie und Palaeontologie

herausgegeben
von **Professor Dr. W. Soergel**, Tübingen

Heft 8

Palaeobiologische Betrachtungen über die fossile Pflanzenwelt

Est modus in rebus,
sunt certi denique fines.

von

W. Gothan

Mit einem Titelbild und 26 Figuren im Text

195249
2. 4. 25

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
W 35 Schöneberger Ufer 12 a
1924

1330

Alle Rechte,
insbesondere das Recht der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten

Copyright 1924, by Gebrüder Borntraeger in Berlin

Druck von E. Buchbinder (H. Duske) in Neuruppin

Made in Germany

Germany

Inhaltsverzeichnis

Seite

Vorbemerkungen 1

1. Abhängigkeit der Tierwelt von der Pflanzenwelt. Inkonkordanz der großen Entwicklungsperioden der Tier- und Pflanzenwelt 3

2. Grundsätzliches über die Beurteilung der Lebensweise der fossilen Flora 12

3. Kriterien der Lebensweise der fossilen Pflanzen 32
   a) Edaphische Kriterien 32
   b) Klimatische Kriterien 38

4. Rhythmische Erscheinungen im Wachstum der fossilen Pflanzen (Periodizitätserscheinungen) 43

5. Pflanzengeographie und Klima 56

6. Polverschiebungen und fossile Flora 68

7. Polarnacht und Pflanzenwelt 82

8. Betrachtung der biologischen Verhältnisse einiger fossiler Floren 86
   a) Die vorkarbonischen Floren, speziell die Devonfloren 86
   b) Die Karbonflora oder Steinkohlenflora 102
   c) Klimatische Faktoren der Steinkohlenflora 117
   d) Vegetationsverhältnisse der Gondwanaflora (antarkto-permokarbonische Flora) 147
   e) Die Vegetationsverhältnisse der Zechstein- und Buntsandsteinflora . 158
   f) Die Vegetationsverhältnisse der Keuper- und Juraflora 165
   g) Vegetationsverhältnisse der Braunkohlen bildenden Flora, besonders Deutschlands 169

Register 177

Vorbemerkungen

Bereits in früheren Schriften habe ich mich auf Grund von Ergebnissen der Erforschung der fossilen Flora und ihrer Eigentümlichkeiten damit beschäftigt, Hinweise auf ihre Ökologie, das ehemalige Klima usw. zu finden, unter dem eine bestimmte fossile Flora lebte. Öfter hatte ich die Frage der Zuwachszonen herangezogen, wegen deren in der Literatur eine neuere Kontroverse eingesetzt hat, bei der meine im übrigen schon auf viel ältere Forscher zurückgehenden Annahmen stark befehdet worden sind. Es ist klar, daß diese Verhältnisse nur einen kleinen Teil der sich bietenden Tatsachenkomplexe darstellen, und daß die fossile Pflanzenwelt noch viele andere Hindeutungen dieser Art gibt. Die paläobiologischen Probleme der fossilen Landpflanzenwelt — um diese wird es sich in erster Linie handeln — müssen unter Heranziehung aller gewinnbaren Daten geprüft werden. Dies scheint aber bisher nur in zerstreuten Anläufen geschehen zu sein, und es soll hier versucht werden, das Tatsachenmaterial in größerem Maßstabe heranzuholen. Die Absicht, dies zu tun, bestand bei mir schon länger, ich habe indes aus verschiedenen teils inneren, teils äußeren Gründen damit gewartet.

Wir wollen uns hier darauf beschränken, ohne viel Hypothese rein das sich der Beobachtung bietende Tatsächliche auszuwerten; daß in vielen Fragen der allgemeinen Paläobiologie die fossile Landpflanzenwelt eine wichtige Stimme hat, braucht wohl nicht besonders betont zu werden; namentlich als Festlandsbewohner ist sie auch in paläoklimatischen Fragen bedeutungsvoll. Man soll dabei nicht davor zurückschrecken, sich ergebende Folgerungen rückhaltlos und eindeutig auszusprechen; ich selber habe von manchem in der 2. Aufl. des Lehrbuchs der Paläobotanik Andeutungen gegeben; hier ist Gelegenheit, vieles breiter auszuführen. Der Verlag Gebrüder Borntraeger hat in dankenswerter Weise die Veröffentlichung in der vorliegenden Publikationsreihe übernommen, wofür ich ihm zu Dank verpflichtet bin. —

Schon 1892 ist von Seward als Preisschrift des Sedgwickpreises eine Zusammenfassung über den Gegenstand erschienen („Fossil plants as tests of climate"), in der Verf. aber sich mehr kompilatorisch, unter Zurückstellung seines eigenen Urteils verhalten hat. In der vorliegenden Abhandlung wird eine solche Kompilation unterbleiben und in erster Linie hervorgehoben werden, was mir selber aus den Verhältnissen der fossilen Flora für unsere Probleme hervorzugehen scheint. Der Verf. hofft, daß er in mancher Beziehung nützliche Anregungen zu weiterer Diskussion und Forschung gegeben hat.

Die Paläobiologie ist für den Paläobotaniker keine neue Wissenschaft, sondern für ihn ergibt sich aus der neueren paläobiologischen Bewegung in der geologischen Wissenschaft nur die Tatsache, daß diese Seite der Wissenschaft durch eine besondere Namengebung, nämlich die Bezeichnung als Paläobiologie, mehr in den Vordergrund gerückt ist und der Leser durch dieses Wort intensiver auf das Vorhandensein dieser Betrachtungsweise aufmerksam gemacht wird. Selbst in der älteren paläobotanischen Literatur, wie schon in der „Histoire des plantes fossiles" von Brongniart finden sich in dem zweiten unvollendet gebliebenen Teil Probleme rein biologischer Art angeschnitten

und erörtert, und ähnlich ist es in vielen späteren einschlägigen Werken und Abhandlungen, z. B. von Göppert, Unger, Saporta, Zeiller, Seward, Nathorst, Kidston, Potonié u. a. m.

Was allerdings zugegeben werden muß, ist ähnlich wie bei der Zoopaläontologie die Tatsache, daß von vielen Forschern die rein systematische Arbeit derart in den Vordergrund gerückt wurde und wird, daß dadurch die Beschäftigung mit der biologischen Seite in den Hintergrund trat. Es wäre jedoch verfehlt und ungerecht, den Autoren hieraus einen Vorwurf zu machen oder sie als einseitig hinzustellen. In Wirklichkeit muß diese Beschäftigung mit der Systematik und dem Aufbau der ehemaligen Pflanzen als eine der Grundlagen auch für Betrachtungen biologischer Art angesehen werden, da durch sie erst genügende Kenntnis der Einzelheiten der fossilen Typen vermittelt wird. Ein beredtes Beispiel hierfür bilden die tertiären Floren, insbesondere der Arktis, deren Behandlung durch Heer die zahlreichen Probleme paläothermaler Art im hohen Norden aufgerollt hat. Aber auch bei der Betrachtung der Biologie bestimmter Gewächse in den älteren Formationen, im Karbon und auch in der Juraformation, ist man genötigt, neben anderen Eigentümlichkeiten auch auf die systematische Stellung der betreffenden Pflanzen Bezug zu nehmen. Und diese Arbeitsmethode kommt ja auch schon in den älteren Werken der bedeutenderen Forscher, die sich mit fossilen Pflanzen beschäftigt haben, genügend zum Ausdruck. Wir brauchen auch hier nur wieder auf Brongniart zu verweisen, um die Richtigkeit des Gesagten zu erkennen.

Daß über die biologische Seite der Pflanzenwelt der Vorzeit keine neuere, eingehendere Abhandlung existiert, ist allerdings Tatsache. Dies erklärt sich aber zum großen Teil aus der geschichtlichen Entwicklung der Paläontologie überhaupt. Die Überzahl der in den Erdschichten gefundenen Fossilien besteht aus tierischen Resten mannigfachster Art; auf diese gründet sich daher auch wesentlich die Einteilung der Formationen der geologischen Epochen, wie sie im Laufe der Zeit von der geologischen Forschung fixiert und zur allgemeinen Annahme gebracht sind. Das Überwiegen der Tierreste und die Bedeutung derselben für die Geologie hat es mit sich gebracht, daß sich die allermeisten paläontologischen Forscher mehr mit den tierischen als mit den Pflanzenresten befaßten. Die Folgen dieser Verhältnisse kommen heute darin zum Ausdruck, daß es zwar an jeder deutschen Universität und Technischen Hochschule Professoren und Lehrer der Paläozoologie gibt, aber kaum oder nur selten solche, die sich mit der vorgeschichtlichen Pflanzenwelt befassen. Die Beschäftigung mit der Paläobotanik gilt in Deutschland sozusagen nicht für voll und ist im wesentlichen Privatsache, und auch diejenigen als Hochschulprofessoren tätigen Forscher, die sich früher weitgehend mit Paläobotanik befaßt haben, haben dies nur aus privatem Antrieb im Rahmen ihrer sonstigen Tätigkeit getan. Hierbei kam es allerdings vor, daß wie insbesondere bei Göppert, Weiß, Stur, auch bei dem Grafen Solms und bei A. Schenck schließlich die fossilen Pflanzen einen großen oder den Hauptteil ihrer Forschungstätigkeit in Anspruch nahmen. Man kann jedoch nicht sagen, daß ihnen dies von ihren berufenen Kollegen immer in entsprechender Weise angerechnet und gedankt worden wäre. Im Gegenteil hat man oft genug Äußerungen über einzelne dieser Forscher gehört, die sich in ziemlich abfälliger Weise über diese Seite ihrer Forschungstätigkeit aussprachen.

Wenn dies auch für die Lage der fossilen Pflanzenkunde in Deutschland ebenso richtig wie bedauerlich ist, so ist es in anderen Ländern, wie z. B. in England, nicht so schlimm, wo eine ganze Anzahl von Privatgelehrten und Hochschulprofessoren es sich zur Ehre anrechnen, in den Fußtapfen von Williamson, Lindley und Hutton u. a. weiter zu wandeln und wo diese ihre Tätigkeit sowohl von den gelehrten Akademien als

auch sonst vollständig gleichberechtigt mit anderer wissenschaftlicher Tätigkeit gewürdigt wird. Wir wollen diese Verhältnisse hier im einzelnen nicht näher betrachten; das Fazit, das sich jedenfalls daraus ergibt, ist, daß die Zahl der paläobotanischen Forscher gegenüber den Paläozoologen ganz bedeutend zurücksteht, und eine durchaus verständliche Folge davon ist, speziell in den Ländern des mitteleuropäischen Kontinents, daß in vieler Beziehung dieser Wissenschaft selber nicht die Bedeutung zugemessen wird, die ihr von Rechts wegen zumal in biologischen Fragen der Vorzeit zukommt. Auch die Anzahl der Lehrbücher usw. ist beschränkt. Manche von ihnen, wie z. B. das Zeillersche, enthalten in den zusammenfassenden Schlußbetrachtungen auch solche biologischer Art, solche finden sich auch vielfach zerstreut in den Potoniéschen Werken, z. B. „Entstehung der Steinkohle", in den Werken von Nathorst, Kidston, Seward u. a. m. In der vorliegenden Abhandlung wird keineswegs darauf Anspruch gemacht, etwa alles, was sich an biologischen Fragen im einzelnen aus den Untersuchungen über die fossile Pflanzenwelt herausschälen läßt, zusammenzustellen. Eine Vollständigkeit soll also hier gar nicht angestrebt werden. Es soll wesentlich nur ein Einblick gegeben werden in wichtigere Probleme, die uns die ehemalige Pflanzenwelt in biologischer Hinsicht aufgibt, in die Art, wie man durch Erfassung der verschiedenen Eigentümlichkeiten der fossilen Pflanzen der Lösung dieser Probleme näher kommt. Es ist also sehr wohl möglich, daß mancher in dem Buch manches vermissen wird, über das er vielleicht nähere Äußerung oder Aufklärung gewünscht hätte. Der leichteren Lesbarkeit wegen habe ich den Text nicht übermäßig mit Zitaten belastet, die Literatur z. T. anhangsweise angeführt. Man möge mir daraus bei Gelegenheit keine „Prioritätsverletzungen" anrechnen. Die angeführte Literatur enthält ihrerseits genügend weitere Hinweise.

I. Abhängigkeit der Tierwelt von der Pflanzenwelt. Inkonkordanz der großen Entwicklungsperioden der Tier- und Pflanzenwelt

Eine einfache Betrachtung der heute lebenden Organismenwelt lehrt sofort, daß die Tierwelt ohne die Pflanzenwelt nicht existenzfähig ist. Am deutlichsten tritt dies vielleicht hervor, wenn man zunächst die höheren Wirbeltiere, die Säugetiere betrachtet, deren Abhängigkeit von der Pflanzenwelt entweder eine direkte oder indirekte ist. Es sind entweder selbst Pflanzenfresser oder, soweit es wie die Raubtiere Fleischfresser sind, nähren sich diese eben ihrerseits von dem Fleisch der Pflanzenfresser. Aber nicht nur bei den Säugetieren, sondern auch bei den Vögeln wird dasselbe Verhältnis sofort klar und bedarf keiner näheren Erläuterung. Und schließlich gilt es auch in ganz analoger Form für die niederen Tiere, von denen die Masse der in der Luft lebenden Insekten ja ebenfalls von den höheren an der Luft lebenden Pflanzen abhängig

ist. Bei den niederen im Wasser lebenden Tieren besteht eine ähnliche Abhängigkeit von der im Wasser lebenden niederen Pflanzenwelt. Dieses fundamentale Verhältnis ist ja so einfach, daß es dem allerunbefangensten Naturbeobachter ohne weiteres zum Bewußtsein kommen mußte, und so finden wir es bereits in der Schöpfungsgeschichte der Bibel ebenfalls ausgedrückt in der Reihenfolge der Schöpfungstage, wo vor die Erschaffung der Tierwelt die der Pflanzenwelt gesetzt wird. Wir können dieses Gegenseitigkeitsverhältnis — oder richtiger dieses Abhängigkeitsverhältnis der Tierwelt von einer bestimmten Pflanzenwelt — für unseren Zweck vielleicht passend so ausdrücken: zunächst muß eine bestimmte Pflanzenwelt vorhanden sein, damit eine bestimmte Tierwelt existieren kann.

Ebenso deutlich wie bei der Betrachtung der gegenwärtigen Verhältnisse tritt uns diese Beziehung vor Augen, wenn wir unseren Blick in die früheren Perioden der Erdgeschichte zurückschweifen lassen. Man pflegt die Betrachtung dieser Verhältnisse häufig so vorzunehmen, daß man von den ältesten Perioden anfängt und zu den jüngeren vorschreitet. Für unseren Zweck ist jedoch die umgekehrte Methode die richtigere und bequemere. Die Tierwelt, die die jüngsten geologischen Zeiten gegenüber den älteren (mesozoischen) charakterisiert, stellen, um nur von den höheren Tieren zu sprechen, die Säugetiere und Vögel dar. Der Aufstieg dieser beiden Tierklassen beginnt wesentlich, so viel bis jetzt bekannt ist, seit dem älteren Tertiär. Ob diese Entwicklung etwa bereits in größerem Maßstabe in der Kreidezeit oder noch früher irgendwo begonnen hat, und wo und in welcher Weise sie hier etwa verlaufen sein könnte, soll hier nicht erörtert werden. Man kennt ja einige wenige Funde niedrig organisierter Säugetiere in Form von Zähnen aus dem oberen Keuper und im Jura; indes sind diese Funde so außerordentlich gering und ohne nennenswerte Verbindung mit den großen höher organisierten Säugetieren des älteren Tertiärs, daß man über die Schritte der Entwicklung von jenen zu diesen nur hypothetische Erwägungen und Annahmen machen kann. Legen wir uns die Frage, die wir vorhin betreffs der höheren Tierwelt gestellt hatten, jetzt in einer genaueren Form vor, so würde diese etwa heißen: Welches sind die Pflanzen, welcher Art ist die Pflanzenwelt, von der diese Tiergruppen heute und demgemäß auch ihre gleichgearteten Vorfahren abhängig sind oder waren? Die Antwort kann nur lauten: Von den „höchst“ organisierten Pflanzen, nämlich

den Angiospermen. Alle Pflanzen, die heute von den Pflanzenfressern genossen werden, gehören bis auf einige Nacktsamerfrüchte, Pilze usw. dieser großen Pflanzengruppe an. Neben diesen Pflanzen gibt es ja auch heute noch eine ganze Menge anderer, von denen insbesondere die großen, schön sattgrünen Farnkräuter in der Pflanzendecke stellenweise besonders auffällig hervortreten. Und doch werden diese Pflanzen nach allen Erfahrungen aus irgendwelchen Gründen z. B. von dem Wild des Waldes gemieden[1]). Sowohl in der freien Natur wie auch bei den Haustieren im Stall besteht das Futter sozusagen ausschließlich aus Angiospermenteilen, Blättern, Früchten, Wurzeln usw. Nun wissen wir aus der geologischen Geschichte der Erde, daß diese höchst entwickelten Pflanzen in den letzten Abschnitten der älteren Kreidezeit zuerst auftauchten und zwar anscheinend „gleich" in ziemlicher Fülle und Mannigfaltigkeit. Man wird zwar natürlich nicht von einer Gleichzeitigkeit nach menschlichen Begriffen sprechen können oder wollen, sondern von einer relativen Gleichzeitigkeit; unter Berücksichtigung dieser selbstverständlichen Einschränkung kann man jedoch sagen, daß in den Schichten des Gault Angiospermenreste in größerer Anzahl z. B. in Grönland, Nordamerika, Mittel- und Südeuropa (Portugal), auf Madagaskar, in Neuseeland und wohl noch anderswo auftraten. Die Ausbreitung und reiche Weiterentwicklung dieser Pflanzenklassen, die sich bereits in der unteren Kreide dokumentiert (Albien)[2]), bildet aber offensichtlich die Grundbedingung für die Entwicklung der höheren Tierwelt. Diese höhere Tierwelt selber tritt aber sichtbar erst viel später, nämlich im Eozän in die Erscheinung, und nichts kann deutlicher die Abhängigkeit dieser Tierwelt von der Pflanzenwelt dokumentieren, als das bedeutend spätere Auftreten der Säugetier- und Vogelwelt gegenüber der jüngsten Pflanzenwelt an den uns bekannt gewordenen Fundstellen.

---

[1]) Zwar wird von Ziegen u. a. manches Farnkraut beim Anbieten oft genommen; jedoch muß man bemerken, daß von einem freiwilligen Nehmen dieser Pflanzen in der Natur kaum die Rede ist. Manche Farne sollen sogar schädlich für gewisse Haustiere sein.

[2]) Über eventuelle präkretazische „Angiospermen" ist heute noch nichts Genaues zu sagen, hierher gehören die noch als von problematischer Verwandtschaft zu bezeichnenden Objekte wie *Caytonia Thomas*, *Cloughtonia Halle* sowie die „Phylliten" aus dem Lias von Stonesfield (England). Wenn es sich in diesen wirklich um eine Art von Angiospermen handelt, so wären sie etwa in ähnlicher Weise zu beurteilen wie Zähne von *Microlestes*, *Triglyphus* usw., die als verwandt mit Beutlern (Marsupialiern) aufgefaßt werden. Die obigen Präangiospermen sind eher noch problematischer.

Dies Verhältnis ist das, was wir in der Überschrift dieses Abschnittes als Inkonkordanz der großen Entwicklungsperioden der Tier- und Pflanzenwelt bezeichnet hatten. Es ist nach dem Dargelegten zu vermuten, daß eine ähnliche Inkonkordanz sich auch noch in früheren Zeitaltern der Erde feststellen läßt, und dies ist in der Tat der Fall. Leider aber sind die gegenseitigen Abhängigkeitsverhältnisse der damaligen Tierwelt von der betreffenden Pflanzenwelt weniger klar als dies bei den Angiospermen und den höheren Tieren der jüngsten Perioden der Fall ist, und erst spätere Untersuchungen in dieser Richtung werden hierüber im einzelnen vielleicht Aufklärung bringen können. Die Tatsache der oben berührten Inkonkordanzen jedoch ist unschwer festzustellen. Das Mesozoikum der Tierwelt läßt die Wissenschaft mit der Triasformation beginnen, dem Buntsandstein. Das Mesozoikum der Pflanzenwelt beginnt jedoch ganz entschieden bedeutend früher. Die Pflanzentypen, die das Mittelalter der Erde charakterisieren, sind die verschiedenen Gruppen der nacktsamigen Gewächse oder Gymnospermen. Es waren zum Teil solche, die heute noch lebenden Pflanzenfamilien angehören oder ihnen nahe verwandt sind, wie manche Koniferen, die Ginkgobäume und Cykadeen, zum Teil solche, die von den heutigen Formen sehr abwichen oder mit ihnen nur lose verwandt waren, wie z. B. die Nilssonien, viele äußerlich farnartige Formen, deren Zugehörigkeit zu den Gymnospermen indes niemand mehr in Zweifel zieht, wie *Thinnfeldia, Cycadopteris, Ptilozamites, Ctenozamites* (*Ctenopteris*) u. a. m., ferner die Bennettiteen. Der Höhepunkt der Entwicklung dieser Gewächse fällt in die Juraformation (und noch die ältesten Abschnitte der Kreideperiode, wo sich in der Wälderformation und im Neokom bisher noch keine Spur der später auftauchenden bedecktsamigen Gewächse hat bemerken lassen). Wenn auch neben diesen verschiedenen Nacktsamern im Mesozoikum noch Farne, Schachtelhalme usw. in der Landpflanzenlebewelt eine beträchtliche Rolle spielten, so sind doch die tonangebenden Charaktergewächse, die sie zugleich von den früheren und späteren Perioden unterscheiden, eben die verschiedenen Arten der Nacktsamergewächse. Die Vorherrschaft dieser beginnt aber augenscheinlich nicht erst im Bunten Sandstein, sondern bereits mitten in der Permformation. Obwohl uns aus dem jüngeren Perm Pflanzenreste nur an wenigen Punkten Europas erhalten sind, nämlich im Kupferschiefer und oberen Zechstein (Frankenberg) Mitteldeutschlands, im Grödener

Sandstein Tirols, in Rußland, Ungarn und sonst hie und da, spricht doch die Zusammensetzung dieser Floren vollständig eindeutig aus, daß damals schon Gymnospermen (mesozoischen Charakters) die Herrschaft in der Pflanzendecke gewonnen hatten. Fast die einzigen bekannt gewordenen Landpflanzenreste der Zeit der Zechsteinsalzbildung bestehen in einigen verkohlten Holzresten im Steinsalz, sowie in den von Lück (Beitr. Kenntnis ältere Salzgeb. . . Pollenführung des Salztons. Leipzig 1913) aus dem Steinsalz herausgeschlemmten Koniferen-Pollenkörnern, und diese Funde sprechen also in demselben Sinne wie die des Kupferschiefers. Die Pflanzenwelt des Kupferschiefers steht außerdem zu der vorhergehenden des Rotliegenden und Karbons in einem ähnlichen Verhältnis wie die der jüngeren Kreide zu der mesozoischen, insofern als die ältere Flora in dieser Periode bereits völlig ausgestorben oder nur noch in ganz schwachen Residuen bemerkbar ist. Die Charakterisierung der Flora der einzelnen großen Entwicklungsperioden kann also hier genauer gesagt sowohl im positiven, als auch im negativen Sinne erfolgen.

Die Gegensätzlichkeit zwischen der älteren und jüngeren Permflora und den folgenden triassischen Floren wird übrigens in Europa besonders stark empfunden; in den Gondwanaländern besteht bekanntlich eine mehr allmähliche Sukzession. Der Grund hierfür dürfte in den abnormen Verhältnissen des Klimas des jüngeren Perms (Salzablagerungen, Austrocknung des Zechsteinmeeres) und den ebenfalls abnormen Verhältnissen der Buntsandsteinzeit zu suchen sein. Diesem folgte dann noch die unsere damalige Landflora verschleiernde Bedeckung durch das Muschelkalkmeer. Diese Verhältnisse mögen, wie Scott (1924, S. 216) hervorhebt, den Schlüssel zum Verständnis der Lücken zwischen unserer altmesozoischen und jungmesozoischen Flora enthalten.

Nachdem man für die großen Entwicklungsabschnitte der Tierwelt die Namen Paläozoikum, Mesozoikum und Känozoikum gewählt und allgemein in Anwendung gebracht hat, ist von verschiedenen Seiten für die entsprechenden großen Entwicklungsperioden der Pflanzenwelt der Vorschlag gemacht worden, eine analoge Bezeichnungsweise in Form von Paläophytikum, Mesophytikum usw. eintreten zu lassen. Man kann dann das gegenseitige Verhältnis der großen Entwicklungsperioden der Pflanzen- und Tierwelt auch so ausdrücken, daß das .... phytikum jeweils früher beginnt als das entsprechende .... zoikum.

Auch weiter noch zeigt sich die Ungleichmäßigkeit der großen Entwicklungsperioden der Pflanzen- und Tierwelt darin, daß sonstige besonders sichtbare Entwicklungsabschnitte der Pflanzenwelt innerhalb einzelner geologischer Formationen ihren Anfang nehmen bezw. ihren Abschluß finden. Im Paläozoikum bemerkt man dies in der devonischen Formation schon dadurch, daß die ältere Devonflora sich von der jüngeren oberdevonischen sehr wesentlich unterscheidet. Die ältere Devonflora enthält nämlich vorwiegend krautige, sehr einfache, blattlose oder mit sehr primitiven „Blättern" versehene Gewächse, von denen insbesondere die Psilophyten zu nennen sind, neben denen aber auch noch andere Gewächse von zwar abweichender Gestalt, aber im Grunde ähnlicher Physiognomie vorkamen. Nur ganz untergeordnet treten bereits Pflanzen mit größerer, differenzierter Blattspreite auf. Gerade diese sind es aber, die in der oberdevonischen Flora in den Gattungen *Archaeopteris*, *Psygmophyllum*, auch *Pseudobornia* machtvoll in die Erscheinung treten, wo bereits Blattformen von Farncharakter oder dergl. in verschiedenen Formen zur Entwicklung kommen. Mit den Bezeichnungen des französischen Botanikers Lignier kann man dieses Verhältnis auch so ausdrücken, daß die altdevonische Flora eine Kleinblättlerflora (Mikrophyllineen), oder vielleicht besser noch Aphyllineenflora (blattlose Gewächse enthaltend), die jüngere eine Makrophyllineenflora (Großblättler) war, worauf wir später noch näher zu sprechen kommen werden.

Weiterhin ist für die ältere Devonflora charakteristisch das Fehlen von größeren baumförmigen Gewächsen; alle bekannten sind klein und krautiger Natur. Erst im Oberdevon und schon in dem oberen Teil des Mitteldevon kennt man große hohe Pflanzen wie die cordaitoiden Stämme aus der Hamiltongroup Nordamerikas und vereinzelte Funde aus den Nehdener Schichten des Rheinischen Schiefergebirges; diese Gewächse sind zugleich die ältesten mit einem nachträglich in die Dicke wachsenden Holzkörper. Auch die *Palaeopitys* aus dem schottischen Old Red zeigt einen solchen Holzteil; deutliche Ansätze dazu auch das von Kräusel und Weyland oben beschriebene *Aneurophyton* aus dem Elberfelder Lenneschiefer. Auch diese Gewächse waren indes meist noch relativ klein.

Auf jeden Fall erweisen sich die Oberdevongewächse physiognomisch entschieden bereits dem Luftleben bedeutend vielseitiger

angepaßt als dies bei den altdevonischen Pflanzen der Fall war, ja physiognomisch muß man die Oberdevonflora als Karbonflora bezeichnen. In dem letzten Satz spricht sich bereits das aus, was wir bereits vorn erwähnt hatten, nämlich, daß ein wichtiger, fühlbarer Entwicklungsabschnitt der Pflanzenwelt hier in eine sonst einheitliche geologische Formation hineinfällt.

Nicht viel anders ist das Verhältnis in der jüngeren Trias. Die Flora von Juracharakter beginnt nämlich nicht etwa mit dem Lias oder wenn man will dem Infralias (Rhät), sondern bereits im eigentlichen Keuper. Dies Verhältnis tritt zwar weniger in die Erscheinung, wenn man an den Keuper Deutschlands, sowohl Süd- als Norddeutschlands[1]) denkt, wird indes sofort klarer, sobald man den Blick weiter hinausschweifen läßt auf den Keuper des alpinen Gebiets und den ebenfalls kohlen- und pflanzenführenden Keuper Nordamerikas (Richmond, Virginia). Besonders der letztere hat eine reiche, noch genauerer Bearbeitung bedürftige Pflanzenwelt geliefert, die in Zusammenhang mit nicht unbeträchtlichen Kohlenlagern auftritt. Bei uns wird sich der Blick insbesondere auf den Baseler (Schweiz) und Lunzer (Niederösterreich) Keuper zu richten haben, deren reiche Pflanzenfunde schon seit langem bekannt sind; besonders die Lunzer Pflanzen finden sich in zahlreichen Sammlungen zerstreut. Die Konkordanz dieser Floren mit der nordamerikanischen Richmondflora ist durchaus zweifellos und war früher nur durch den Irrtum Fontaines verdunkelt worden, der die amerikanischen Funde dem Rhät zuwies, bis Zeiller diesen Irrtum aufklärte und die Gleichartigkeit der nordamerikanischen mit den Lunzer und Baseler Keuperpflanzen erkannte. In all diesen Floren treten zum erstenmal eine ganze Anzahl echt jurassischer Typen auf, nämlich Formen wie *Dictyophyllum*, *Clathropteris*, *Nilssonia*, *Williamsonia*, *Todites*-artige Farne usw. Wenn auch neben diesen noch eine ganze Anzahl Formen vorhanden sind, die zusammen mit den stratigraphischen Verhältnissen die geologische Altersstellung dieser Floren sicher erkennen lassen, so ist doch die jurassische Einfärbung dieser Pflanzenassoziationen genau so klar wie die karbonische etwa in der ältesten Kulmflora. Auch hier also bemerken wir mit nicht mißzuverstehender Deutlichkeit, daß ein neues Florenbild sich entwickelt, mitten in einer geologischen Formation, deren übliche

[1]) Indes sind auch hier schon „jurassische" Einschläge vorhanden; vgl. besonders Frentzen, Keuperflora Badens, Verh. naturw. Verein Karlsruhe, 1922, u. a. Arbeiten desselben Verfs.

Begrenzung eben durch die Betrachtung der tierischen Fossilien gewonnen wurde. Seward findet sogar die Gegensätzlichkeit zwischen der jungpaläozoischen und eigentlich mesozoischen Flora so stark, daß ihm der Faden zwischen beiden zerrissen erscheint (1922, S. 231): „between the two appears to be a wide gulf". Er muß aber S. 238 zugeben, daß in andern floristischen Gebieten die Florenfolge mehr normal erscheint, nämlich in den Gondwanaländern. Scott (1924, S. 216) findet daher wohl mit Recht Sewards Standpunkt mit seinen Konsequenzen etwas sehr abseitig und übertrieben.

Auf eine andere Erscheinung, die die jüngere geologische Zeit betrifft, können wir in diesem Zusammenhange auch noch aufmerksam machen. Die Pflanzenwelt des mittleren und jüngeren Tertiärs, insbesondere die Miozän- und auch schon die Oligozänflora erscheint im Verhältnis zu der heutigen Pflanzenwelt bereits als etwas Stabilisiertes, Ruhendes, indem eine größere Veränderung der Formen vieler Pflanzengattungen, Arten und Familien seitdem nur noch untergeordnet stattgefunden hat. Dies spricht sich besonders dadurch aus, daß es eine ganze Anzahl von tertiären Nadelbäumen, Laubbäumen und sonstigen Pflanzen gegeben hat, die wir von heute lebenden Arten kaum oder gar nicht unterscheiden, in den meisten Fällen jedoch wenigstens beim Vorliegen genügenden Materials in lebende Gattungen und Familien ohne Zwang einreihen können. Insbesondere betont man ja von gewissen tertiären Koniferen wie der Sumpfzypresse (*Taxodium*), *Sequoia*, *Glyptostrobus* u. a. m., daß sie von ihren heutigen Parallelarten kaum zu unterscheiden sind. Und man ist sich auch bei der Bezeichnung „Parallelarten" in diesen und anderen Fällen sehr wohl bewußt, daß man diesen Ausdruck nur aus Vorsicht oder Verlegenheit wählt, wenn man sich nicht getraut, eine vollständige Identität zu behaupten, oder glaubt, sie nicht benügend beweisen zu können. Wir wollen diese Beispiele hier nicht im einzelnen vermehren; man kann sie aus jeder nach guten Grundsätzen bearbeiteten Tertiärflora herauslesen, z. B. den Menzelschen und Kräuselschen Arbeiten ebensogut wie aus denen von Göppert, Nathorst, den amerikanischen von Berry sowie älterer Autoren[1]). Daß in der Tertiärflora Miß-

[1]) Besonders scharf, vielleicht übertrieben hat dies neuerdings bei Bearbeitung von Pflanzen aus den Kameruner Basalttuffen Menzel ausgesprochen (Beitr. Erforsch. Deutsch. Schutzgeb. 18, II, 1920, S. 32), der sich bei der wahrscheinlich sehr geringen Veränderung der tropischen tertiären Pflanzenwelt gegen die heutige dortige nicht getraute, einen Schluß auf das Alter zu ziehen.

deutungen und Fehlschlüsse vorgekommen sind, tut der Richtigkeit der von uns betonten prinzipiellen Tatsache keinen Abbruch. Diese Fehlschlüsse liegen einerseits in der Unvollkommenheit und der Unzulänglichkeit des erhaltenen Materials begründet, anderseits aber auch in vorgefaßten Meinungen verschiedener Forscher, die auf Grund solcher den von ihnen bearbeiteten Pflanzen Gewalt antaten.

Was sich seit dem Tertiär in der Pflanzendecke wesentlich geändert hat, besteht mehr in regionalen und Ortsverschiebungen gewisser Pflanzen, Pflanzenassoziationen und ganzer Florengebiete, die zum Teil allerdings sehr beträchtlich sind, in Europa durch das katastrophale Dazwischenkommen der Eiszeit zur fast gänzlichen Ausrottung des nordamerikanisch-asiatischen Elements geführt haben. Ferner darin, daß eine Anzahl früher weltweit verbreiteter Formen auf minimale Verbreitungsgebiete eingeengt worden ist, aus Gründen, die wir zum großen Teil auch heute noch nicht oder nicht ganz verstehen können; die Pflanzen selber jedoch, als Arten, Gattungen und Familien, haben also hinsichtlich ihrer systematischen Stellung und auch in ihren physiologischen Funktionen offenbar seitdem keine oder nur geringe Änderungen erfahren. Das ist das, was wir vorhin als Stabilisierung der tertiären Pflanzenwelt in bezug auf heute bezeichneten. Daß eine solche Stabilisierung der Zeit nach im Tertiär durchaus verständlich ist, versteht sich, denn die Angiospermen und erst recht etwa die Koniferen dieser Zeiten hatten bereits eine lange, lange Entwicklungszeit seit der unteren Kreide und länger hinter sich.

Nicht so ist es dagegen bei den Tieren. Insbesondere bei der Betrachtung der Säugetierwelt im Tertiär, gewinnt man im Verhältnis zur heutigen Säugetierwelt den Eindruck einer noch außerordentlichen Fremdartigkeit und starken Wandlung der Formen. „Entwicklungsreihen“ wie die berühmte Pferdereihe zeigen geradezu, daß im ganzen Tertiär die Entwicklnng der Säugetierwelt in dauerndem Fluß war, diese also keineswegs, wie wir es oben bei den Pflanzen nannten, im Verhältnis zu heute stabilisiert war. Auch dies erscheint durchaus verständlich, wenn man bedenkt, daß den fossilen Funden nach die eigentliche Entwicklung der Säugetierwelt erst mit dem älteren Tertiär begann und dann ihrerseits im Tertiär eine Periode der Unruhe und Entwicklung durchmachte, die die Pflanzenformen offenbar schon viel früher hinter sich gebracht hatten. All dies versteht sich in demselben Sinne wie die übrigen in diesem Abschnitt betrachteten Fälle, die sämtlich darin

gipfeln, daß die Pflanzenwelt in ihrer Entwicklung der Tierwelt sozusagen immer voraneilt. Richtiger wäre es, nach dem vorn von uns angenommenen kausalen Verhältnis offenbar zu sagen, daß die Tierwelt in ihrer Entwicklung der Pflanzenwelt nachfolgt, indem die Pflanzenwelt eines bestimmten Typus ja die Existenzbasis der Tierwelt eines bestimmten Typus darstellt.

Literatur

Weiß, E., Über die Entwicklung der fossilen Floren in den geologischen Perioden. Zeitschr. D. Geol. G. 29, 1886, S. 225.

Gothan, W., Zeitschr. D. Geol. G. 1912, S. 262. Lehrbuch der Paläobotanik, 2. Aufl., 1921, S. 442 ff.

Berry, E. W., The evolution of flowering plants and warm-blooded animals. Amer. Journ. Sci. 49, 1920, S. 207.

Tuzson, Zur phyletisch-paläontologischen Entwicklungsgeschichte des Pflanzenreichs. Englers Botan. Jahrb. 43, 5, 1909, S. 461.

Seward, A. P., a study in Contrasts: The present and past distribution of certain ferns (Hooker lecture). Linn. Soc. Journ. Bd. 46, 1922, S. 219 ff.

Scott, D. H., Extinct plants and problems of evolution. London 1924.

2. Grundsätzliches über die Beurteilung der Lebensweise der fossilen Flora

Obwohl manches, was in dem folgenden Abschnitt erläutert wird, manchem Leser vielleicht selbstverständlich und demgemäß überflüssig zu sagen erscheinen mag, halte ich es doch für durchaus notwendig, bei der Betrachtung der Grundsätze in der Beurteilung der Lebensweise der ehemaligen Pflanzen etwas weiter auszuholen, weil man beim Verfolgen der Literatur und zwar gerade in vielgelesenen Büchern oft in allem Ernst recht merkwürdige Anschauungen vertreten und verfochten findet, die einer einigermaßen genaueren Prüfung nicht standhalten können und sich wohl meistens daraus erklären, daß die betreffenden Verfasser zugunsten einer liebgewordenen Hypothese oder vorgefaßten Anschauung mit Gewalt versuchen, gewisse fossile Pflanzengemeinschaften in ihr Bild hineinzupressen, auch wenn dadurch offenbare Widersinnigkeiten und Unmöglichkeiten zustande kommen. Anderseits sind solche verfehlten Anschauungen auch wohl dadurch zu erklären, daß sie von Autoren gemacht werden, die nicht in der Lage sind, die botanischen Eigentümlichkeiten der betreffenden Pflanzen in genügender Weise zu beurteilen.

Es ist klar, daß bei der Betrachtung der Lebensweise unserer früheren Pflanzenwelt niemals der Anschluß an die heutige Pflanzenwelt verloren gehen darf[1]), da man sonst in das Gebiet der bloßen und blassen Hypothese gelangt, wodurch die Betrachtungsweise von vornherein unfruchtbar wird. Gefährlicher ist noch, daß auf solchen Hypothesen dann wieder andere Anschauungen aufgebaut werden, deren Wahrscheinlichkeit dann mit großer Progression abnimmt.

Man muß sich zunächst die Frage vorlegen, ob uns die fossile Pflanzenwelt überhaupt irgendwelche Handhaben bestimmter Art gibt, die uns berechtigen, sie physiologisch oder sonst anders zu bewerten als die analogen Vertreter derselben in der heutigen Flora. Das ist aber, wie im Laufe unserer Abhandlung sich immer mehr herausstellen wird, offenbar nicht der Fall. Machen wir uns dies zunächst durch die Betrachtung einiger Fälle von der Struktur nach bekannter Pflanzenfossilien klar. Schon in den ältesten Perioden, aus denen wir strukturzeigende Pflanzen in größeren Mengen kennen, zeigt sich, daß sowohl die topographische Anordnung der Gewebe als auch die Einzelheiten der Anatomie der Pflanzen im Prinzip genau so waren wie bei späteren und heutigen als Vergleiche in Frage kommenden Gewächsen. Mögen auch wie bei den jüngst bekannt gewordenen ältesten strukturzeigenden Pflanzen, den Psilophyten des Devons, die Struktur und die Entwicklung der Gewebe noch außerordentlich primitiv und rückständig erscheinen; schon bei ihnen erkennt man eine Sonderung des Gewebes in Stengel, in Leitbündel, Rinde und Hautgewebe mit Spaltöffnungen, die Ausbildung der fertilen Teile in Form von Sporangien; und das Wurzelsystem — soweit vorhanden — erscheint trotz seiner Rückständigkeit dennoch mit dem späterer Pflanzen wie z. B. dem der Moose, Selaginellen usw. vergleichbar. Es bietet zwar im Zusammenhang mit den übrigen Pflanzenteilen etwas uns ungewöhnlich Erscheinendes dar, aber die Analogie der „Rhizoiden" einiger dieser Gewächse mit denen der Moose ist so ungezwungen, daß wohl niemand daran denkt, diesen Vergleich für unrichtig zu halten. Das Ungewöhnliche geht eben hier in erster Linie auf die niedere Gesamtorganisation dieser Pflanzengruppe, die, wenn man so sagen

[1]) Nach Deecke, Phytopaläontologie und Geologie, 1922, S. 2, kann man die riffartig wachsenden triadischen Kalkalgen biologisch nach den heutigen beurteilen. Nach S. 36, wo von den Landpflanzen die Rede ist, darf man Analogieschlüsse von den heutigen Pflanzen auf prätertiäre oder gar paläozoische nicht ziehen. Eine seltsame Willkür.

darf, einige mooshafte und farnhafte Charaktere in sich vereinigt; ja manche Forscher haben sogar noch Algenhaftes an diesen Gewächsen entdecken wollen. Es ist kein Wunder, wenn uns speziell diese ältesten Landpflanzen reichlich fremdartig und sonderbar erscheinen, sowohl was das Äußere als was die innere Organisation anlangt. Bedeutend neuzeitlicher muten uns die ja in außerordentlich großer Anzahl bekannten Pflanzen der Steinkohlenformation an, von denen man sowohl in der älteren Steinkohlenformation, im Kulm z. B. Schottlands, Thüringens und Frankreichs, sodann in den Ostrauer Schichten (Koksflöz) Oberschlesiens, besonders aber dann in noch jüngeren Schichten der Steinkohlenformation in den Torfdolomiten (coalballs) eine Unzahl von strukturiert erhaltenen Pflanzenresten kennt. Bei all diesen Pflanzen ist einerseits bereits eine Arbeitsteilung eingetreten in Stammorgane, assimilierende Blätter und Fruktifikationsorgane der verschiedensten Art, in einer Vielfältigkeit, die man nach den Verhältnissen im älteren Devon in keiner Weise vorausahnen könnte, wo im ganzen der Stengel im Verein mit kleineren blattähnlichen Anhängseln noch gleichzeitig die Funktion von Ernährung, Atmung, Assimilation, Stützung der Gesamtpflanzen übernehmen mußte, und am Ende der Triebe nackt herunterhängende Sporangien ausgebildet wurden.

Sowohl im Äußeren als auch in der inneren Beschaffenheit stellt dagegen die Steinkohlenflora eine weitgehende Annäherung an die späteren und heutigen Verhältnisse dar. Es macht gar keine Schwierigkeiten, in der Steinkohlenflora an dem Querschnitt eines Stengels z. B. einen Farn zu erkennen. Die oft eigentümlich geschwungene Form des Querschnitts des Leitbündels, die Treppentracheïden, die Verteilung des Holzteils, des Phloëms, des Grundgewebes, des Hautgewebes sind dieselben wie heute (Abb. 1). Oder betrachten wir den Stamm- oder Stengelquerschnitt anderer Steinkohlenpflanzen, wie z. B. eines Cordaitenbaums mit seinen gleichförmig radial gereihten, vertikal stehenden Holzzellen, zwischen denen in horizontaler Richtung Markstrahlen verlaufen, so erkennen wir in ihm unschwer das genaue Spiegelbild des Holzkörpers etwa einer Tanne oder einer Araukarie usw. der Jetztzeit wieder, und selbst wenn wir nicht durch vollständigere Funde kleinerer derartiger Stämme oder Äste mit vollständig erhaltener Rinde usw. uns davon autoptisch überzeugen könnten, so können wir nach dem Anblick der Stammstruktur keinen Zweifel daran hegen, daß hier

der Holzkörper eines baum- oder strauchartigen Gewächses vorliegt, dessen Gewebe in ähnlicher Weise wie die der heutigen Analoga entstanden sein und physiologisch ähnlich bewertet werden müssen. Oder sehen wir uns den Querschnitt eines *Lyginodendron* (Abb. 2) an, so erkennen wir in der Mitte ein Mark, darum herum einen Holzteil mit nachträglichem Zuwachs wie bei dem ebengenannten Cordaitenbaum, um diesen herum eine Rinde, die schließlich außen unterhalb des Hautgewebes eine Menge Skelettelemente trägt. Man würde, wenn man von der lebenden Pflanzenwelt aus in systematischer

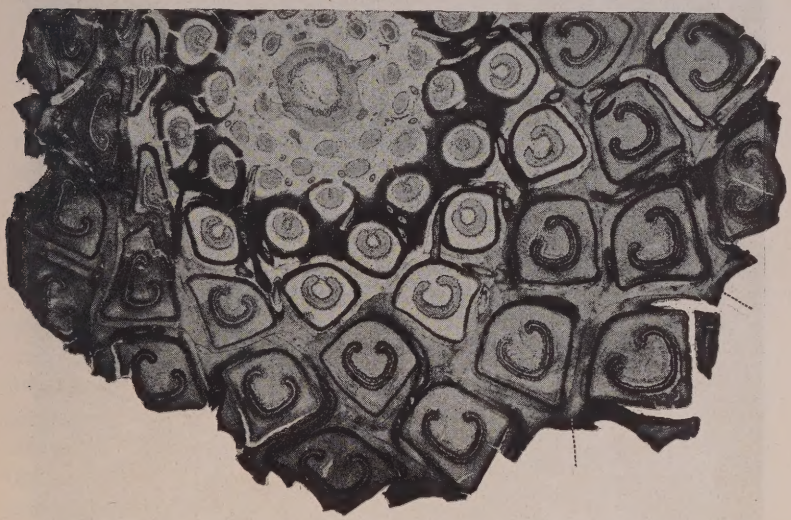


Abb. 1. *Thamnopteris Schlechtendali* Eichw. sp., Osmundaceenstamm aus dem Rotliegenden Rußlands. Nach Kidston u. Gwynne-Vaughan. Vergr.

Richtung urteilt, geneigt sein, diese Pflanze als Gymnosperme anzusprechen, und in diesem Urteil erst wieder schwankend werden, wenn man die Struktur der Blattstiele ins Auge faßt und die Form und Art der Blätter, die beide durchaus farnartig sind. Wir haben hier eine der in der botanischen und paläobotanischen Literatur vielgenannten Pteridospermen vor uns, eine Pflanzenklasse, die man auch als „samentragende Farne" bezeichnet hat, wenn dies auch gewissermaßen ein Widerspruch in sich selbst ist. Aber das Ungewohnte, das uns diese Pflanze bietet und das uns in Hinsicht auf die heutige Flora befremdet, ist systematischer, nicht phy-

Abb. 2. *Lyginodendron*-Stämmchen aus einem Torfdolomit des Flözes Catharina im Ruhrbecken. Querschliff, ca. $^{3}/_{1}$. Nach einer Photographie von R. Potonié.

siologisch-anatomischer Art. Und wenn auch in der Stengelanatomie, wie aus den Lehrbüchern der Paläobotanik zu ersehen ist, noch manche anderen Abweichungen von heute und später üblichen Gymnospermenstämmen zu bemerken sind, auf die wir hier nicht weiter eingehen wollen, so ergibt sich doch für unsere Frage hier, nämlich für die physiologische Auswertung dieser Pflanzenformen, daß diese offenbar nach denselben Grundprinzipien zu erfolgen hat wie heute.

Bei aufrecht stehenden Gewächsen mit säulenförmigem Stamme sind bekanntlich bei den heutigen Pflanzen verschiedene Konstruktionswege eingeschlagen worden; der eine besteht darin, daß die Pflanze im Stengel verschiedene, getrennte (einzelne) Leitbündel beibehält und ein nachträgliches Dickenwachstum des Stengels oder Stammes nicht eintritt. In diesem Fall verfährt die Pflanze nach dem Prinzip der hohlen Säule, wobei nicht immer wie etwa beim Bambus, Schilf usw. gesagt ist, daß die Säule auch tatsächlich hohl ist, sondern das Wesentliche des Prinzips der hohlen Säule vom konstruktiven Standpunkte aus besteht ja darin, daß die festigenden Elemente, wenn man so sagen darf, „die Knochen des Pflanzenstengels", an die Peripherie verlegt werden. Diese Konstruktionsmethode finden wir ebenfalls bereits außerordentlich früh von den Pflanzen ausgeführt, und z. B. schon die echt versteinerten Pflanzen der Kulmformation lassen die Anwendung des Prinzips erkennen, indem bei einer Reihe von Pflanzen besonders farnähnlicher Struktur dicht unterhalb der Rinde vertikal verlaufende Bastgewebe angelegt werden. Eine Rindenstruktur dieser Art fand Solms-Laubach bei der Bearbeitung der Saalfelder Kulmpflanzen so häufig, daß er sie mit Benutzung eines Ungerschen Namens als „Sparganumstruktur" bezeichnete, der sich auch sonst in der paläobotanischen Literatur Eingang verschafft hat; diese Struktur findet sich in ähnlicher Form auch bei Steinkohlenpflanzen wieder, z. B. bei den als *Myeloxylon* bezeichneten, zu *Medullosa*-Stämmen gehörigen Stengeln (Abb. 3).

Wie wir später sehen werden, finden sich anderseits bei fossilen Stämmen recht sonderbare Dickenzuwachsstrukturen, deren physiologischen Sinn wir nicht verstehen können, da wir unter den lebenden Pflanzen kein rechtes Analogon dafür haben. Hier zeigt sich wieder recht deutlich, wie sehr man in der Beurteilung der Eigentümlichkeiten der fossilen Stämme von der heutigen Flora abhängig ist. Als Beispiele in dieser Richtung werden wir später

die Struktur des Medullosenstammes kennen lernen. Man kann an diesem vielleicht stammesgeschichtlich die vorhandenen Abnormitäten verstehen, nicht aber physiologisch.

Der andere Weg der Ausstattung der Trageorgane der Pflanzen, auf den wir vorhin anspielten, ist die Ausbildung des bereits eben erwähnten nachträglichen Dickenzuwachses im Holzkörper. Auch dieser Weg ist von den Pflanzen bereits im Devon begonnen und zur Ausführung gebracht worden. Die ältesten

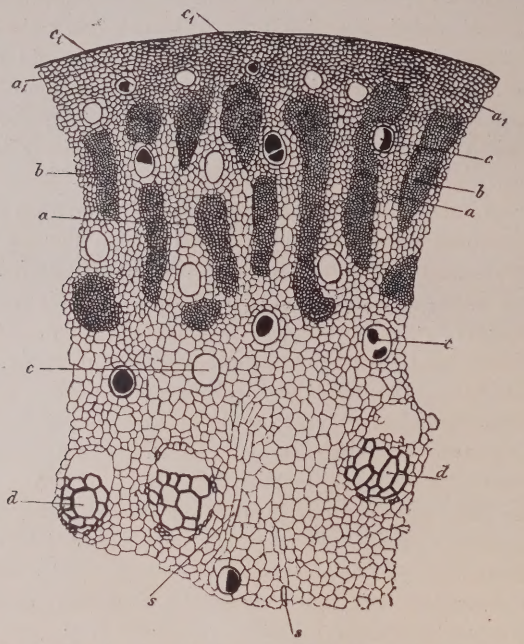


Abb. 3. Teil des Querschnittes von *Myeloxylon*, dem Blattstiel von *Medullosa*-Arten; an ihm saßen Neuropteriden, Alethopteriden und dergl. Blätter an. b sind die Baststränge an der Peripherie des dicken Blattstiels. Nach Sterzel.

strukturzeigenden Pflanzenreste mit typischem sekundärem Dickenzuwachs finden sich im obersten Teil des Mitteldevons, und zwar sind solche sowohl aus Amerika als auch aus Deutschland und Schottland bekannt geworden. Die ersteren sind in Form dicker Stämme von Wieland und Elkins bekannt gemacht worden, während aus Deutschland aus dem Oberdevon des rheinischen

Schiefergebirges ich selber durch Herrn Dr. Henke ein Stück in die Hand bekommen habe (Nehdener Schichten), das diese Struktur zeigt. Auch die *Palaeopitys* aus dem schottischen Old Red gehört hierher und einiges andere. Es kann kein Zweifel sein, daß diese Holzkörper in derselben Weise entstanden sind, wie diejenigen der entsprechenden jüngeren karbonischen, mesozoischen und heutigen Pflanzen. In der Steinkohlenformation selbst sind diese Strukturen im Holzbau bereits etwas ganz Gewöhnliches, wie z. B. in dem Fall des vorhin bereits berührten Cordaitenbaums. Außerdem tritt der Dickenzuwachs bei einer ganzen Reihe von Gewächsen auf, die zu den Pteridospermen gehören, ferner bei den Kalamiten sowie schließlich auch bei den großen baumförmigen Bärlappgewächsen, den Lepidophyten (Schuppenbäumen). Allerdings muß hier bemerkt werden, daß bei den letzteren der Dickenzuwachs nicht auf Rechnung des eigentlichen Holzkörpers geht, sondern hauptsächlich auf Rechnung der äußeren Rinde, deren äußere Gewebsschichten zugleich die Hauptfestigung dieser Bäume übernahmen. Schon hierdurch wichen diese Bäume von dem gewöhnlichen Dickenzuwachsschema ab, außerdem aber noch dadurch, daß bei ihnen keine Borkenbildung eintrat oder erst im späteren Alter, indem die Hautgewebe mit den Skulpturen der Rinde selbst eine lange Zeit hindurch mit der Außenrinde in die Dicke wuchsen, ohne daß sich größere Risse in der Rinde und Peridermzonen bildeten, die die Außenzonen von dem lebenden Stammteil abschnitten. Es muß zugegeben werden, daß diese Art des Dickenwachstums im Verhältnis zu sonstigen Gewächsen sich recht merkwürdig ausnimmt. Indes haben wir in ihr nur eine andere, besondere Form des Dickenwachstums zu erblicken, die uns vielleicht nicht so merkwürdig vorkommen würde, wenn wir etwas derartiges noch in der lebenden Flora vorfinden würden. Die Sachlage ist also kurz gesagt die, daß heute und früher die meisten mit sekundärem Dickenzuwachs versehenen Gewächse diesen Dickenzuwachs im Holzkörper hatten und daß die andere Möglichkeit, dieses Dickenwachstum in die Rinde zu verlegen, eben von den Schuppenbäumen (Lepidophyten) vorgenommen worden ist.

Wenn wir an den früheren Gewächsen mit nachträglichem Holzzuwachs sehen, daß dieser in genau derselben oder in durchaus ähnlicher Weise erfolgt ist, wie bei den späteren Gewächsen, so können wir zugleich daraus folgern, da der Holzkörper bei der vollständig übereinstimmenden Struktur physiologisch dieselbe Funktion

gehabt haben muß wie bei den späteren Gewächsen, daß auch die chemische Beschaffenheit der Holzzellen ähnlich gewesen sein muß, wie man sie im Holzkörper der späteren Bäume findet. Man wird sich also vorstellen müssen, daß die Zellwände dieser Bäume mehr oder weniger stark mit Holzstoff (Lignin) imprägniert gewesen sein müssen. Nur der exakte Nachweis, daß etwa eine andere chemische Beschaffenheit vorhanden gewesen wäre, könnte zum Abweichen von dieser Schlußfolgerung führen. Es ist nicht zulässig, zum Vergleich mit den Steinkohlenpflanzen auf die Tatsache der Existenz schwach verholzter Holzkörper der Jetztzeit hinzuweisen, wie sie in verschiedenen Familien der Dikotylen hie und da auftreten („Korkholz"); diese und ähnliche Fälle sind eben spezialisierte seltene Abnormitäten, und wenn man einer persönlichen Anschauung zuliebe zu der Heranziehung von Abnormitäten schreitet, so wird man meist zu Absurditäten im Urteil gelangen; man muß sich an das Gewöhnliche halten und kann nur dann Ungewöhnliches zum Vergleich nehmen, wenn dazu ganz bestimmte Gründe vorhanden sind, die die Vergleichung mit dem Normalen verbieten. Die Steinkohlenflora war aber ebenso wenig wie andere fossile Floren ein Abnormitätenmuseum.

Daß die Holzkörper der karbonischen Gewächse im Vergleich zu anderen Schichten des Stammes etwas besonders Festes, Widerstandsfähiges waren, geht ja klar daraus hervor, daß sie unter den Geweben des Stammes mit am besten erhalten geblieben sind. Dies ergibt sich sowohl aus der isolierten Erhaltung der Holzteile in versteinertem Zustand (fossile Hölzer, verkieselte Stämme) als auch aus der Art, wie sich Pflanzenstengel mit erhaltener Rinde und Mark präsentieren. Der Holzkörper ist so ziemlich das letzte, was der Zerstörung anheimfällt (vgl. hierzu Abb. 2).

Kein Botaniker wird beim Anblick der Struktur eines der Baumstämme der Steinkohlenformation oder des Rotliegenden auf die Idee verfallen, daß z. B. die Zellen dieser Holzstämme nicht verholzt gewesen seien, und man muß eine Verholzung bei den Gefäßen, den Tracheiden usw. der betreffenden Pflanzen ebenso wie später und heute annehmen. Wir machen diese Betrachtung hier auch aus dem Grunde, weil von gewisser chemischer Seite (speziell Donath) behauptet wird, daß die Steinkohlenpflanzen im Gegensatz zu den Braunkohlenpflanzen ligninarm oder ligninfrei gewesen sein sollen. Ich will hier nicht auf die Begründungen chemischer Natur usw. eingehen, die er dafür vorbringt, verweise

nur auf seine neuere zusammenfassende Schrift: Kohle und Erdöl (1920, S. 7 ff.). Die Anschauungen von Donath haben bereits von mehrfacher Seite und zwar sowohl von geologischer als auch von chemischer Seite Widerspruch erfahren, z. B. von Weithofer und von Marcusson. Zur Illustration will ich jedoch hier nur anführen, daß ein anderer Kohlenchemiker von hohem Rang (F. Fischer vom Kohlenforschungsinstitut in Mülheim a. d. Ruhr) auf Grund chemischer Erwägungen zu dem genau entgegengesetzten Resultat wie Donath gekommen war und nun seinerseits dafür plädiert, daß die Steinkohlenpflanzen außerordentlich ligninreich gewesen sein sollen, ja sogar, daß die Steinkohle fast ganz aus Umwandlungsprodukten der verholzenden Stoffe bestehen solle, während andere, speziell die Zellulose der Pflanzen, verschwunden seien[1]). Ein solcher diametraler Widerspruch erscheint recht bemerkenswert und scheint zu zeigen, daß auf chemischem Wege dieses Problem, um das schon verschiedener Staub in der Literatur aufgewirbelt worden ist, anscheinend noch nicht befriedigend zu lösen ist. Neuerdings hat Donath seinen Standpunkt übrigens etwas modifiziert.

Wie relativ ähnlich die Verhältnisse des Dickenwachstums mit den heutigen prinzipiell waren, zeigt das Beispiel von *Rhexoxylon tetrapteridoides* Walton, einem verkieselten Stammrest aus dem jüngeren Gondwana (Karroo) Südafrikas, dessen Holzkörper nach Art der Liane *Tetrapteris* (Malpighiacee) in kleinere „Einzelholzkörper" zerlegt ist, eine Art des abnormen Dickenwachstums, das für Lianen verschiedener Pflanzenfamilien bekannt ist (Philos. Transact. Roy. Soc. B, 212, 1923, S. 79 ff.).

[1]) Der Umstand, daß u. a. in den Braunkohlenligniten sich noch beträchtliche Zellulosereste nachweisen lassen, hat F. Fischer veranlaßt, diesen eine Sonderstellung innerhalb der Kohle einzuräumen; er bezeichnet sie als „mumifiziert". Dies ist auch z. B. in das Lehrbuch von Strache und Lant (Leipzig 1924, S. 36) übergegangen. Es ist ganz unmöglich für die Lignite gewissermaßen einen Separatkohlungsvorgang innerhalb der Braunkohle einzuräumen. Sie treten zwar in der jungen Braunkohle noch besonders deutlich und gut beschaffen hervor, werden jedoch bei weiterem Vorschreiten der Kohlung, beim „Pechkohligwerden" selbstverständlich in die homogene Kohlenmasse aufgenommen und sind dann in dieser nicht ohne weiteres mehr zu erkennen. Die Kohlenmikroskopie jüngerer und älterer, mehr steinkohliger Kohlen lehrt in Übereinstimmung damit, daß in diesen Kohlen solche Lignite ebenfalls zahlreich enthalten sind. Eine Trennung des „mumifizierten" und sonstigen Materials in der Kohlenmasse ist da gar nicht möglich. In der jüngeren Braunkohle und erst recht im Torf sind sie nur als Koniferenhölzer noch leicht herauszuerkennen, und dies rührt von ihrer größeren Resistenzfähigkeit durch die stark verholzten und z. T. verharzten Zellen her, nicht von „Mumifizierung" durch Humussubstanz.

Daß ferner die Beschaffenheit und „die Skulpturen“ der wasser- und eiweißleitenden Zellen schon von Anfang an die Typen aufweisen wie später und heute ist längst bekannt. Spiraltracheiden, Treppentracheiden, Xylem mit Hoftüpfeln sind seit dem Devon und Kulm bekannt.

Siebteile des Phloems sind trotz ihrer meist großen Zartheit bei den Pflanzenfossilien sehr wohl erhalten geblieben, und man hat in einigen günstigen Fällen in den Siebzellen noch die Siebplatten beobachten können, worauf z. B. bei Beschreibung der *Medullosa anglica* Scott (Scott, Studies, 2. Aufl. S. 433) besonders hinweist.

Hatten wir uns eben großenteils mit der Struktur und den Verhältnissen des mechanischen und Leitungssystems der ehemaligen Pflanzen befaßt und gefunden, daß im Prinzip die Ausbildungsform durchaus derjenigen entspricht, die wir heute bei den Pflanzen finden, so kommen wir zu einem ähnlichen Resultat, wenn wir die anderen physiologischen Gewebesysteme, wie sie die anatomisch-physiologische Schule unterscheidet, kurz betrachten. Werfen wir z. B. einen Blick auf das Hautsystem der früheren Pflanzen und zwar speziell der älteren etwa aus der Steinkohlenflora, so ist es auch hier nicht schwer, zu erkennen, daß die Entwicklung im Prinzip Ähnliches oder das Gleiche zeigt, was wir bei den heutigen Pflanzen vorfinden. Die Epidermen der Blätter und des Stengels waren damals, wie heute mehr oder weniger verkorkt (kutinisiert), welchem Umstande wir u. a. die Möglichkeit verdanken, von Blättern, Samen, Stengeln usw. Mazerationspräparate herzustellen. Bei der Behandlung der betreffenden Teile mit dem sogenannten Schulzeschen Gemisch ($HNO_3 + KClO_3$) und dergl. und nachfolgender Alkalibehandlung (Ammoniak) dokumentiert sich deutlich die verschiedene Beschaffenheit des Hautgewebes im Gegensatz zu den Innengeweben, indem bei dieser Präparation meist nur die Häute übrig bleiben, das andere aber aufgelöst wird. Verschiedenheiten in der Dicke der Epidermen, Verschiedenheiten in den Atemöffnungen, die bald tiefer eingesenkt sind, bald im Niveau der Hautoberfläche selber liegen, kamen damals ebenso gut vor wie heute. Das zeigen auch die mit Struktur erhaltenen Karbonpflanzen. Wir werden also durchaus richtig schließen, wenn wir annehmen, daß die Epidermen damals wie heute dieselbe Funktion und auch die gleiche Entwicklung gehabt haben wie bei späteren Pflanzen. Hier bei der Substanz der Epidermis ist man noch in besonders begünstigter

Lage, insofern es sich hier in den verkorkenden Substanzen um außerordentlich widerstandsfähige chemische Körper handelt, die bei dem Kohlungsprozeß sich verhältnismäßig wenig verändert haben, so daß, wie R. Potonié nachgewiesen hat, die mikrochemischen Reaktionen auf Korksubstanz auch noch bei den meisten fossilen Häuten zutreffen. Es stellt dies natürlich einen günstigen Ausnahmefall dar, und man darf nicht erwarten, daß man etwa in der Kohle bei den Holzkörpern noch Ligninreaktion, d. h. die Phenol-Salzsäurereaktionen bekommt, die mikrochemisch schon bei den noch jungen Ligniten der Braunkohlenformation nach R. Potonié nicht mehr gelingen; die Abbauprodukte des Lignins lassen sich in der Braunkohle aber leicht nachweisen, worauf die von Donath zur Erkennung derselben in der Braunkohle angewandte Reaktion (Kochen der Substanz in verdünnter HNO_3) weist. Auch bei älteren Kohlen, z. B. aus dem Keuper, ist dies angeblich noch gelungen, wie die Mitteilung von Grüß zeigt, der aber mit anderen Reagentien arbeitete (Berichte Deutsche Bot. Ges. 41, 2, 1923, S. 50)[1].

Wenden wir uns nun kurz zu dem Assimilationssystem, so erkennen wir auch hier bereits an den paläozoischen Pflanzen, wenigstens an denen der Steinkohlenformation, die ja anatomisch überhaupt gut bekannt sind, eine ähnliche Ausbildungsweise wie bei späteren und insbesondere den heutigen Pflanzen. Von den Spaltöffnungen hatten wir eben schon gesprochen. Zu den charakteristischen Geweben des Assimilationssystems gehören die unterhalb der Epidermis liegenden Palissadenzellen, und solche in typisch gestreckter Form kennt man auch bei den Blättern verschiedener Steinkohlenpflanzen sehr wohl, so z. B. bei Schachtelhalmblättern (*Asterophyllites*), bei Cordaitenblättern u. a. Bei den genannten Calamitenblättern geht die Ähnlichkeit mit den heutigen Verhältnissen sogar so weit, daß die eigentümliche Längsstreifung an den Spaltöffnungszellen heutiger Schachtelhalme sich an den Fossilien wiederfindet, wie an günstig erhaltenem Material H. H. Thomas nachgewiesen hat. Andere Blätter entbehren da-

[1] Die Phenol-Salzsäurereaktionen, so die bekannte Phloroglucin-Salzsäurereaktion (die Kirschrotfärbungen ergibt), fallen nach Czapek nur dann positiv aus, wenn das leichtzerstörbare „Hadromal" Czapeks noch im Holz vorhanden ist. Dies ist schon bei subfossilen Objekten nicht mehr der Fall. Die Versuche von Grüß können daher nicht als eindeutig angesehen wurden. Beziehen sich dagegen die „Ligninreaktionen" auf die stabileren „Abbauprodukte" der verholzenden Substanzen („Lignine"), so gelingen sie auch noch bei älteren fossilen, kohligen Hölzern (Mäulesche Reaktion, Donathsche Reaktion).

gegen wieder einer auffälligen Ausbildung der Palissadenzellen, und auch heute ist ja die Ausbildung dieses Zellsystems sehr schwankend; es hängt bekanntermaßen zum großen Teil von der Art und Stärke der Beleuchtung ab. Es ist natürlich nicht zu verlangen, etwa an diesen Zellen noch Reste von Chlorophyllkörnern usw. zu finden, die selbstverständlich nicht versteinerungsfähig sind. Aber die Übereinstimmung der betreffenden Gewebe mit den heutigen lehrt uns, daß sie ohne weiteres analog diesen gewertet werden müssen.

Widmen wir noch ein paar Worte dem Durchlüftungssystem, so haben wir von dem Vorhandensein der Spaltöffnungen bereits oben gesprochen und können noch hinzufügen, daß diese im ganzen ähnlich gewesen sind, wie bei entsprechenden heutigen Gewächsen. Besonders interessant sind die Steinkohlenpflanzen, die, soweit sie uns erhalten sind, großenteils Sumpfpflanzen waren, in bezug auf die Durchlüftungseinrichtungen der Stengel. Wasser- und Sumpfpflanzen weisen heutzutage ein sehr stark ausgebildetes Durchlüftungssystem im Innern des Stengels auf, und solche Strukturen finden sich auch zahlreich bei gewissen Pflanzen der Steinkohlenflora, ja sogar schon die ältere Devonflora zeigt Entsprechendes. Bei dem bereits vorn erwähnten *Asteroxylon* (Abb. 4) haben wir in der Mittelrinde ein außerordentlich lakunöses Gewebe, wie wir es bei sumpfig wachsenden Pflanzen gewohnt sind. In der Steinkohlenflora finden sich solche lückenreichen Gewebe u. a. in den Stengeln der Calamiten, wo sie ganz ähnlich plaziert sind, wie bei ihren heutigen Verwandten, den Schachtelhalmen. Besonders stark ausgebildet ist jedoch dieses Lakunensystem in den Wurzeln der Calamiten (*Astromyelon*; Abb. 5) und in den Wurzeln (oder gewöhnlich Appendices genannt) der Stigmarien, von denen in Abb. 6 einige dargestellt sind. Die Querschnitte dieser im übrigen recht merkwürdigen Wurzelorgane zeigen, daß sie vollständig wie hohle Schläuche konstruiert waren, mit einem kleinen Leitbündel versehen. Sie durchziehen im Liegenden der Steinkohlenflöze meist kreuz und quer das Gestein und haben ebenso auch früher den Torf durchwuchert, aus dem sich später das heutige Steinkohlenflöz gebildet hat. Dies bezeugen die zahllosen Längs- und Querschnitte dieser Stigmarienwurzeln in den Dolomitknollen, wo sie den jetzt versteinerten Torf nach allen Richtungen durchwuchern, auch in fremde, in Zersetzung befindliche Pflanzenteile eingedrungen sind.

Organe, die man mit den heutigen Lentizellen der Stengel und Stämme der Bäume vergleichen kann, finden sich ebenfalls schon in der Steinkohlenformation, und wenn man auch bisher leider die mächtigen derartigen Organe, wie sie sich an den Basalstücken von dickeren Sigillarienstämmen (*Syringodendron*) finden, anatomisch noch nicht näher hat untersuchen können — bis auf

a b

Abb. 4. a Querschnitt von *Asteroxylon Mackiei* Kidston u. Lang, aus dem Mitteldevon Schottlands; vergr. Stengel in Teilung, mit zwei Leitbündeln von sternförmigem Querschnitt; weiter außen die lakunöse Mittelrinde. b die Pflanze rekonstruiert, ca. $^2/_3$ nat. Gr. Nach Kidston u. Lang.

einen Fall, der aber die Verhältnisse wohl noch nicht vollständig geklärt hat —, so kann man doch wohl bei der großen Zahl dieser Öffnungen (Abb. 7) und bei ihrer wachsenden Größe mit H. Potonié annehmen, daß sie mit der Atmung der Stämme zu tun hatten,

zumal H. Potonié und später F. E. Weiß an derartigen Organen in jüngerem Zustande das Vorhandensein eines interstitienreichen Gewebes nachgewiesen hatten, wie es bei den Lentizellen vorkommt; sie haben es als Aërenchym angesprochen.

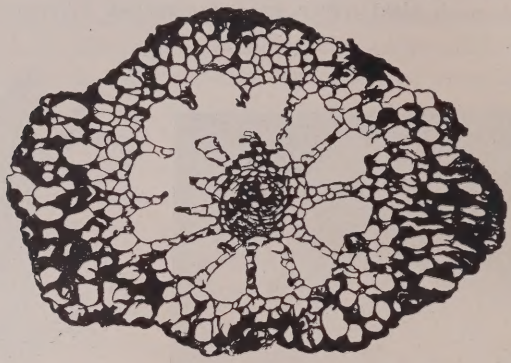


Abb. 5. *Astromyelon radicans* Will., Calamitenwurzel. Querschliff, vergr., viele Gewebslücken zeigend.

Abb. 6. Eine Anzahl *Stigmaria*-Wurzeln, querdurchschnitten, mit Leitbündeln in dem Hohlraum des Innern der Wurzel; vergr. Aus einem Torfdolomit des Flözes Catharina (Ruhr).

Sekretionsorgane waren auch bei den paläozoischen Pflanzen schon mit Bestimmtheit vorhanden. Besonders bei den Cordaitenbäumen, ferner bei Pteridospermenstämmen finden sich charakteristische Öl-, Harz- oder Gummigänge, die von den Autoren seit jeher und zweifellos mit Recht als solche angesprochen werden und deren Erhaltung auch genügend gut ist, um eine Beurteilung in dieser Richtung zu erlauben. Leider ist von dem Inhalt dieser Zellen, was nicht weiter verwunderlich ist, nichts erhalten, oder höchstens eine unbestimmbare dunkle Masse. Von den älteren Autoren, wie z. B. Renault, Stenzel u. a. wurde bei diesen

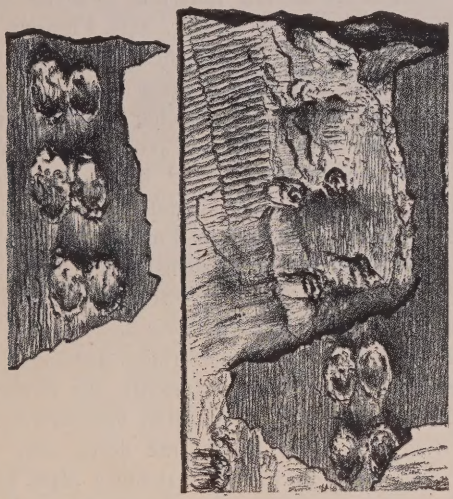


Abb. 7. Stammbasis einer *Sigillaria Brardi* aus dem Wettiner Karbon mit großen, lenticellenartigen Narben auf der Oberfläche. Nach H. Potonié.

Gängen gewöhnlich an Gummigänge gedacht, wie sie sich z. B. bei den heutigen Zykadeen finden. Neuerdings kann man aber wohl daran denken, daß es sich auch um Harzgänge gehandelt haben kann, die zwar, wie man weiß, diesen alten Gewächsen im Holzkörper noch gefehlt haben, dagegen in der Rinde oder in dem markartigen Grundgewebe, wie z. B. bei *Myeloxylon*, auftraten. Besonders amerikanische Autoren, wie D. White, haben sich dafür eingelegt, daß die Steinkohle und demgemäß die Steinkohlenpflanzen selber harzhaltig gewesen sind, im Gegensatz zu der Meinung von

H. Potonié, der sich eine große Harzarmut der alten Steinkohle im Gegensatz zu der jüngeren Braunkohle vorstellte. Sei dem wie ihm wolle, die Ausbildung solcher Gänge zeigt jedenfalls, daß die Steinkohlenpflanzen auch schon ein wohlgebildetes Sekretionssystem besaßen.

Auch Drüsen haben diesen alten Pflanzen nicht gefehlt, und z. B. die haarig-drüsigen Epidermalgebilde, wie sie bei der Identifikation der einzelnen Teile der Lyginodendronpflanze durch Oliver und Scott eine Rolle spielten, machen durchaus den Eindruck sezernierender Epidermaldrüsen. Dagegen sind die von mir bei den Blättern von *Callipteris conferta* 1915 angegebenen Drüsen nach meiner jetzigen Auffassung unrichtig gedeutet und als Spaltöffnungsvorhöfe aufzufassen (Sitzgsber. Natf. Freunde 1915, S. 43). Die Beispiele echter Drüsen lassen sich aber sicher vermehren, wenn man nur in der Literatur darnach sucht. Allerlei Papillen von mesozoischen Blättern gehören sicher auch hierher.

Auch Arten von Bewegungssystemen finden wir ähnlich wie bei den lebenden Pflanzen auch bei den Steinkohlen- und fossilen Pflanzen überhaupt ausgebildet. Flugorgane, wie sie viele lebenden Samen besitzen, in Form von Haarkelchen oder flügelartigen Fortsätzen, wie bei Ahornsamen, Ulmen- und Eschensamen finden sich ebenfalls. In der Steinkohlenformation kann in dieser Beziehung z. B. der als *Gnetopsis* bezeichnete kleine Same genannt werden, dessen lange federförmige Anhängsel geradezu zu einem Vergleich mit den Haaranhängseln der Samen etwa von *Epilobium*, Asklepiadeen oder Kompositen herausfordern. Auch an Sporen sind flugorganartige Häute und dergl. sehr wohl zu bemerken, und man kann in dieser Beziehung etwa an die Sporen von *Spencerites* erinnern. Derartige Luftsäcke, wie sie an den Pollenkörnern von *Pinus*, *Picea* und anderen Koniferen sichtbar sind, sind ebenfalls eine außerordentlich alte Errungenschaft; zwar kennt man in der Steinkohlenformation selber bisher noch keine solchen, wohl aber im jüngeren Perm, wo die neuerdings von Lück aus dem Salzton herausgelösten Pollen bereits diese Struktur aufweisen. Und von da an kann man wiederum mit Bestimmtheit im Rhät derartige Pollenkörner nachweisen, da leider das Alter des von Seward angegebenen Pollenkorns aus einem mesozoischen Holz der Antarktis nicht genauer bekannt ist. Auch geflügelte Samen ähnlich oder anders beschaffen wie diejenigen, von denen wir schon vorher sprachen, sind bereits im Paläozoikum bekannt, z. B. in Form

von kleineren Samen, die inmitten einer größeren „Flughaut" also etwa wie bei der Ulme und Esche stecken. Man darf indes bekanntermaßen keineswegs alle solchen meist als *Samaropsis* bezeichneten Samen als geflügelt ansprechen, da das scheinbare „Flugorgan" oft weiter nichts ist als der Abdruck einer dickeren fleischigen Hülle, in der der Same stak. Jedoch sind sich die Autoren darin einig, daß ein Teil der *Samaropsis*-ähnlichen Samen tatsächlich einen Hautflügel besessen hat. Auch sogenannte Schwimmgewebe, d. h. Gewebesorten, die gegen das Eindringen des Wassers gut geschützt sind und durch Vorhandensein luftführender Lücken das betreffende Organ zum Schwimmen bringen, sind fossil sehr wohl bekannt. Bei den rezenten Pflanzen sind es besonders die Samen, die vermöge ihrer außerordentlichen Schwimmfähigkeit eine Verbreitung der betreffenden Pflanzen über größere Wasserflächen, selbst von Salzwasser gestatten; bei fossilen Pflanzen, schon der Steinkohlenformation, kennt man Samen, die ein im Leben offenbar luftführendes Gewebe zeigen und denen man nach Analogie mit derartigen heutigen Samen eine bedeutende Schwimmfähigkeit zugestehen muß. Das bekannteste Beispiel hierfür ist wohl der als *Codonospermum* bezeichnete Same, der schon Brongniart bekannt war, zu denen man wohl noch *Aetheotesta* hinzufügen kann.

Viel schwerer als der Nachweis solcher von Haberlandt als passive Bewegungsgewebe bezeichneten ist bei den fossilen Pflanzen natürlich der Nachweis aktiver Bewegungssysteme, wie sie bei den reizempfindlichen Pflanzen eine so große Rolle spielen. Daß der Ring (Annulus) vieler fossiler Sporangien infolge der überaus ähnlichen Struktur und Anordnung in ganz ähnlicher Weise gewirkt haben wird wie bei den lebenden Farnen, nämlich als Schleudermechanismus bei den reifen Sporangien, ist wohl unzweifelhaft. Dagegen dürfte bei den fossilen Pflanzen der Nachweis etwaiger, äußere Reize perzipierender Haare, Papillen usw. kaum möglich sein, da man, um der Deutung des betreffenden Organs sicher zu sein, die betreffende Reaktion vornehmen können müßte, was bei den fossilen Pflanzen selbstverständlich unmöglich ist. Es ist deswegen auch unfruchtbar, wenn man etwa die eigentümlichen Verdickungen am Grunde der Seitenstiele von *Sphenopteris elegans* (*Heterangium Grievei*) als eine Art Gelenkpolster dieser als klimmend vorzustellenden Pflanzen ansprechen wollte. Wir vermögen also leider auf die Frage, ob im Paläozoikum bereits auf lokale Reize reagierende Gewebeteile ausgebildet worden sind, nicht genügend

zu beantworten. Der Umstand jedoch, daß, wie wir später sehen werden, ein Teil der Steinkohlenflora, namentlich von den Farnen und Pteridospermen, als klimmend oder kletternd vorgestellt werden muß, läßt annehmen, daß dies wenigstens bis zu einem gewissen Grade schon der Fall gewesen ist, wobei man sich ähnliche Reizvorgänge wie bei den schlingenden Pflanzen vorstellen kann.

Vor einiger Zeit ist außerordentlich viel von den Sinnesorganen der Pflanzen die Rede gewesen und zwar speziell von den Lichtsinnesorganen. Besonders Haberlandt hat in dieser Richtung viele Versuche angestellt, und sowohl die papillenförmige, linsenförmige Gestalt mancher Epidermiszellen als linsenförmig wirkend angesprochen bezw. bei einigen sogar die Einlagerung linsenförmiger Körper in die Epidermis nachgewiesen. Gleichgültig nun, ob diese Annahme Haberlandts in allen Fällen oder nur zum Teil zu Recht besteht, kann man sagen, daß derartige Gebilde bei fossilen Pflanzen schon außerordentlich lange bekannt zu sein scheinen. So habe ich schon bei der Haut des *Callipteris*-Blattes aus dem Rotliegenden und ähnlich bei derartigen Blättern aus dem Kupferschiefer derartige Papillen oder Einlagerungen gesehen, die sich in Form dunkler Punkte im Zentrum der rundlichen Epidermiszellen markierten. Und auch im Mesozoikum sind ja derartige Zellenpapillen bereits durch Nathorst bekannt gemacht worden, der selber auf die Möglichkeit des Vergleichs mit den sogenannten „Lichtsinnesorganen" der heutigen Pflanzen hingewiesen hat (Abb. 8).

Wenn auch in dem zuletzt Gesagten nur eine rohe Zusammenstellung einiger gerade verfügbarer Daten aus der Anatomie speziell der älteren fossilen Pflanzen gegeben wurde, so dürfte doch daraus mit aller Deutlichkeit hervorgehen, daß im Prinzip die Gewebegestaltung, die Verteilung im Pflanzenkörper, die Sonderung der einzelnen Gewebesorten nach ihren physiologischen Zwecken durchaus dem entsprochen hat, was man an der heutigen Pflanzenwelt sieht. Es versteht sich von selber, daß angesichts der Tatsache, daß in den älteren Perioden noch gewisse Pflanzengruppen der jetzigen Flora fehlten, man in dieser Beziehung eine sinngemäße Modifizierung dieses Satzes machen muß. Doch betrifft diese sicherlich nicht die physiologische Wertung und Aufgaben der Gewebe und der Organe der Pflanzen überhaupt, sondern mehr deren systematische Stellung. Eben wegen der Übereinstimmung der Anatomie und Organisation jener alten Pflanzen mit den Normen, die wir bei den heutigen Pflanzen ver-

treten sehen, sind wir ganz sicher berechtigt, aus gewissen anatomischen und sonstigen Befunden der Pflanzenfossilien auf die Physiologie und Ökologie der betreffenden Pflanzen Rückschlüsse zu machen. Ja, wenn wir über diese Punkte in der fossilen Flora überhaupt etwas aussagen wollen, so sind wir gezwungen, uns an die Normen der heutigen Physiologie, Ökologie und nicht zuletzt der physiologischen Pflanzenanatomie zu halten, wie Schwendener und seine Schule sie an der lebenden Flora betrachtet haben. Jedes andere Vorgehen muß ad absurdum führen oder sich auf das

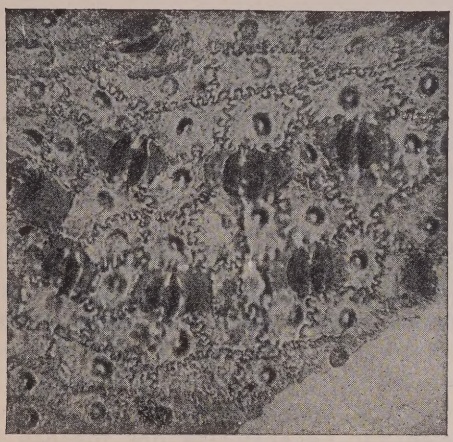


Abb. 8. Epidermis eines *Dictyozamites Johnstrupi* Nathorst aus dem Jura. Außer den Tracen der Spaltöffnungen sind auffällig die Papillen der Epidermiszellen; vergr. Nach Nathorst.

Gebiet der vollständig unfruchtbaren Hypothese begeben, die ausschließlich behauptet, ohne sich stützen zu können. Solche Äußerungen, wie man sie z. B. bei Eckardt liest, daß die Steinkohlenpflanzen noch eine niedere Stellung im System einnahmen und deswegen als rückständig, den „Tangen des Meeres nahestehend" gewürdigt werden müssen, sind unhaltbar; die Steinkohlenflora war vielmehr bereits recht hoch organisiert und dem Luftleben und ihren sonstigen Lebensverhältnissen sehr gut und längst angepaßt, mit weitgehender, sinngemäßer Spezialisierung des Pflanzenkörpers. Hiermit sind auch Äußerungen wie von Deecke a. a. O. S. 36 erledigt (s. Fußnote S. 13). Die vorhergehenden einfachen Über-

legungen und Konstatierungen zeigen, daß man sich unmöglich mit der Waltherschen Auffassung der Karbonflora als (halb) subaquatisch befreunden kann.

Literatur

Solms-Laubach, H. Graf zu, Über die seinerzeit von Unger beschriebenen strukturbietenden Pflanzenreste des Unterkulm von Saalfeld in Thüringen. Abh. Kgl. Preuß. G. L. A., N. F. 23, 1896.

Donath und Lissner, Kohle und Erdöl. Stuttgart 1920.

Potonié, R., Der mikrochemische Nachweis fossiler kutinisierter und verholzter Zellwände usw. Jahrb. Pr. G. L. A. 41, I, 1, 1920, S. 132 ff.

Thomas, H. H., On the leaves of Calamites (Calamocladus Section). Philos. Transact. Roy. Soc. B. 202, S. 51—92, 1911.

Kidston, R., und Lang, W. H., On old red sandstone plants showing structure, from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. Pt. I—V. Transact. Roy. Soc. Edinb. 51, III, 1917 bis 52, IV, 1921.

Weiß, E., The parichnos in the Lepidodendraceae. Manchester Memoirs 51, 1907, No. 8.

Potonié, H., Anatomie der beiden „Male“ . . . des Lepidodendreen-Blattpolsters. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1893, XI, S. 319—326.

White, D., und Thießen, R., The origin of coal. Bureau of mines Bull. 38, 1913. Washington.

Oliver, F. W., und Scott, D. H., On the structure of the palaeozoic seed Lagenostoma Lomaxi. Philos. Transact. B, 197, 1904, S. 193 ff.

Deecke, W., Phytopaläontologie und Geologie. Berlin 1922.

Walther, J., Allgemeine Paläontologie, I, 1919, besonders Abschn. 15 und 20.

Weitere Zitate im Text.

3. Kriterien der Lebensweise der fossilen Pflanzen

a) Edaphische Kriterien

Auf die Frage, in was für Böden die fossilen Pflanzen gewachsen sind, läßt sich nur in gewissen Fällen befriedigende Auskunft geben. Die Beschaffenheit des Bodens wäre sowohl in chemischer Hinsicht als auch in bezug auf Feuchtigkeit und Trockenheit zu erläutern, und all diese Fragen lassen sich streng gar nicht von anderen ebenfalls in diesem Kapitel zu behandelnden Fragen trennen, insbesondere von klimatischen Fragen, was ohne weiteres einleuchtet, da ja Klima und Boden in einer bestimmten Wechselbeziehung zueinander stehen. Es soll jedoch hier zunächst einmal von dem Boden selber die Rede sein, und einige Hinweise sollen gegeben werden, durch welche Merkmale man überhaupt der Frage nach der Bodenart und -beschaffenheit bestimmter fossiler Pflanzen oder bestimmter ehemaliger Pflanzenvereine näher

kommen kann. Außerordentlich wichtig ist zunächst die Betrachtung des Hüllgesteins, in dem die betreffenden fossilen Pflanzen eingeschlossen sind, jedoch darf man dieses im allgemeinen nur in dem Falle zur Beurteilung des ehemaligen Bodens näher verwerten, wenn die betreffenden Pflanzenteile in autochthoner Form noch in den Erdschichten erhalten sind, d. h. wenn man durch die Art ihrer Erhaltungsweise die Gewißheit bekommt, daß die betreffenden Pflanzenstengel, Stämme usw. so in dem Gestein eingebettet sind, wie sie in ihm als ehemaligem Boden gewachsen sind. Es ergibt sich hieraus weiter, daß in diesem Falle auch immer die Wurzeln oder Wurzelstöcke der betreffenden Pflanzen mit erhalten sein müssen, durch deren Erhaltungsweise im Gestein man leicht den Nachweis führen kann, ob die betreffenden Pflanzenreste verschwemmt sind oder noch an Ort und Stelle sich befinden. Ist letzteres der Fall, so sieht man z. B. von etwa vorhandenen Wurzelstöcken noch die feineren Seitenwurzeln das betreffende Gestein durchziehen, wobei sie im Gegensatz zu sedimentierten Pflanzen den Schichtungsflächen des Gesteins nicht folgen, sondern diese meist schneiden. Es ist allbekannt, daß bei den meisten Lagerstätten fossiler Pflanzen die Blätter, Früchte, Stengel nach den Schichtungsflächen des betreffenden Gesteins abgelagert sind, das deswegen besonders leicht nach etwa vorhandenen Pflanzenresten spaltet. In diesem Falle sind die Pflanzen eben mehr oder weniger weit transportiert, und das entsprechende Hüllgestein ist in Fragen der Beurteilung des ehemaligen Bodens dieser Pflanzen meist nicht zu gebrauchen. Sind autochthone Pflanzenablagerungen da, so bemerkt man, daß die Stamm- oder Stengelstücke vielfach noch aufrecht im Gestein stecken und beliebig nach unten oder nach allen Seiten an der Basis die Seitenwurzeln aussenden. Dies ist z. B. bei den Stigmarienböden der Steinkohlenformation, aber auch bei vielen autochthonen Pflanzenlagern des Mesozoikums und in späteren Zeiten der Fall. Solche als Wurzelböden[1]) zu bezeichnenden Gesteinskomplexe lassen oft von den eigentlichen Pflanzen, zu denen die Wurzeln gehören, nichts Näheres erkennen; aber auch in solchen Fällen, z. B. unterhalb von Kohlenflözen, sind Wurzelböden als solche unverkennbar (Abb. 9), da die einzelnen Wurzeln nicht im Sinne der Schichtung, sondern vielfach sogar

[1]) Der Potoniésche Ausdruck „Röhrichtboden" ist zu vermeiden oder nur in solchen Fällen zu verwerten, wo die Wurzeln wirklich von einem Röhricht herstammen, was z. B. bei mesozoischen Equisetitenbeständen der Fall sein kann.

senkrecht zur Schichtungsebene verlaufen; in der Braunkohle sind sie oft noch besonders in den hellen Schichten derselben sehr gut wahrnehmbar.

In den Fällen nun, wo man die zu diesen Wurzeln noch gehörigen Pflanzen, Bäume, Kräuter usw. noch bestimmen kann, ist man meist noch in der Lage, etwas über die Bodenverhältnisse dieser Pflanzen auszusagen. Am allerfrappantesten sind in dieser Beziehung vielleicht die Calamiten- und Equisetiten-(Schachtelhalm-)Bestände zu nennen, die sich mehrorts in ziemlicher Reinheit in verschiedenen Formationen haben beobachten lassen; Calamiten zahlreich in der Steinkohlenformation, Equisetiten namentlich im Keuper und Jura, wo derartige Vorkommnisse durch verschiedene Autoren näher beschrieben worden sind. Mit Vorliebe finden sich sowohl die Calamiten als auch die Equisetiten in Sandsteinablagerungen, und diesem Umstande ist großenteils die schön runde Erhaltung vieler mesozoischen Equisetiten zu verdanken, indem der Sand selber bei der Petrifizierung ein viel geringeres Schwundvermögen zeigt, als schlammige, tonig-feinsandige Ablagerungen, die später zu Tonschiefer werden. Auch die heutigen Schachtelhalme wachsen mit Vorliebe auf sandigem Boden, und wie die heutigen waren offenbar auch die fossilen schon früher kieselholde Gewächse, worauf ihr Vorkommen im Sandstein deutlich hin-

Abb. 9. Wurzelboden unter einem Braunkohlenflöz bei Teuchern (Zeitz-Weißenfelser Revier). Nach H. Potonié.

weist. In der Steinkohlenformation ist das Verhältnis zwar nicht so eindringlich, jedoch bemerkt man auch hier, wenn größere Aufschlüsse zur Verfügung stehen, daß die autochthonen Calamiten sandsteinige, also früher sandige Bildungen bevorzugten. Die allermeisten sich im Schiefer findenden Stücke davon stehen nicht aufrecht, sondern sind horizontal, den Schichtungsflächen entsprechend eingebettet und demgemäß fast allemal flach zusammengesunken. Die einzelnen Calamiten scheinen sich allerdings in dieser Beziehung verschieden verhalten zu haben.

Dagegen ist z. B. das Lebenselement der Stigmarien, der großen Steinkohlen-Lepidophyten offenbar ein toniger bis feinsandiger, mehr schlammiger Boden gewesen. Auch wenn wir nicht noch aus anderen Gründen auf derartige Wachstumsbedingungen der Stigmarien und also auch der dazu gehörigen Lepidodendren, Sigillarien usw. schließen müßten, so könnte man doch schon daraus, daß die Stigmarien Sandstein direkt vermeiden — wenigstens in autochthoner Form — und den Tonschiefer suchen, auf ein Wachsen in schlammigem, lehmigem usw. Boden schließen. In Kalk kommen autochthone fossile Landpflanzen wohl kaum vor, es sei denn, daß es sich um selbst kalkabsondernde Algen und dergl. handelt[1]). Dann erkennt man unschwer das autochthone Vorkommen solcher Gewächse in den Kalken und sieht daraus selbstverständlich, daß sie selbst kalkliebend waren und in einem kalkreichen Wasser, sei es nun Süß- oder Meerwasser, gelebt haben. Solche kalkigen, mit fossilen Algen erfüllten Gesteine sind zur Genüge bekannt, und wenn die von Walcott im Präkambrium angegebenen „Organismen" wirklich Kalkalgen gewesen sein sollten, so hätten sie schon damals in großartiger Weise als Riffbauer gewirkt, wie sie dies heute zum Teil noch als *Lithothamnion* usw. tun und wie sie es in ähnlicher Weise in fast allen Formationen getan haben, wenn sie auch selten die Bedeutung der Hydrozoen erreicht haben werden. Im Süßwasserkalk wenigstens jüngerer Formationen haben die Charazeen Spuren hinterlassen, wenn auch oft weiter nichts als die kleinen Spiralkerne, und auch sie dokumentieren sich auf diese Weise als kalkliebende Gewächse. Auf der anderen Seite zeigt das Vorkommen größerer, reinerer Ablagerungen der kleinen Kieselalgen oder Bazillarien, daß in dem betreffenden Becken eine große Kalkarmut herrschte und auf diese Weise die Kieselflora zu einer über-

[1]) In Kalkfaulschlammen u. dergl. sind Wurzelböden erklärlicherweise häufig.

wiegenden Entwicklung kommen konnte, so daß sie trotz der Kleinheit der Einzelorganismen metermächtige Ablagerungen von Kieselgur hervorbrachte. Höhere Gewächse haben sich dagegen in Kalkablagerungen in autochthoner Form kaum erhalten.

Weitere Hinweise auf Eigentümlichkeiten des Bodens, in dem sie gewachsen sind, geben uns die anatomischen Verhältnisse der betreffenden Pflanzen, wobei es meist oder vielfach gleichgültig ist, ob diese strukturbietenden Reste noch in situ vorhanden oder bereits umtransportiert sind, was bei strukturbietenden Resten mit Ausnahme der in den Torfdolomiten der Steinkohlen erhaltenen und einiger verkieselter Stämme wohl meist der Fall sein wird. Die Torfdolomite stellen zweifellos nach den Darlegungen von Stopes u. Watson, Kukuk und meinen eigenen echt versteinerte Partien des Urtorfs der betreffenden Steinkohlenflöze dar[1]). Die Anatomie der Gewächse vermag uns in bezug auf die Bodenbeschaffenheit in erster Linie auf die Frage Antwort zu geben, ob ein übermäßig nasser Boden, also etwa ein schlammiger Boden oder ein torfiger Boden mit ständigem Wassergehalt vorhanden gewesen ist oder nicht, und es ist interessant, daß eine ganze Reihe der unterirdischen Organe der Steinkohlenpflanzen durch die Art der Gewebeentwicklung auf ein Wachstum in nassem Boden hinweisen. Beinahe bei jeder im Wasser oder am Wasser, jedenfalls in ständig nassem Boden wurzelnden Pflanze, besonders bei denjenigen krautigen Charakters, ist es bekannt, daß die Gewebe im Innern außerordentlich zahlreiche Lücken, Kanäle usw. aufweisen, die mit Luft gefüllt sind bezw. mit Wasser, soweit die Pflanzen im Wasser selbst wachsen. Man bringt dies mit dem Bestreben der Pflanzen in Verbindung, dem im Wasser vorhandenen Sauerstoff eine möglichst große Oberfläche darzubieten und angesichts der im Schlamm ungenügenden Durchlüftung des Bodens diese Oberflächenvergrößerung für die Pflanze durch Ausbildung von Luft füllenden Hohlräumen zu begünstigen. Man kann das draußen beim Durchschneiden irgend eines Seerosen-, *Juncus*-, *Alisma*- usw. Stengels zur Genüge beobachten. Auch die im Wasser wachsenden Schachtelhalme zeigen ein recht lückenreiches Gewebe, und bekannt sind bei ihnen noch besonders die in den Leitbündeln aufsteigenden Kanäle, die sich schon bei den Calamiten an derselben Stelle befinden. Die Cala-

[1]) Deecke (a. a. O.) S. 23 sieht darin aber noch wie zuerst H. Potonié versteinerte „Meertorfknollen"; darüber sind wir längst hinweg.

mitenwurzeln zeigen, wie Abb. 5 erkennen läßt, das unverkennbare Bild einer in nassem Boden wachsenden Pflanze, und noch ausgeprägter ist dies bei den Wurzeln der Stigmarien bekannt. Wie Abb. 6 zeigt, sind dieselben vollständig nach Art eines hohlen Schlauchs gebaut, was übrigens auch von den Wurzeln der ja ebenfalls im Feuchten lebenden *Isoëtes lacustris* und der Selaginellen gilt. Man sieht bei den Stigmarienwurzeln nur ein peripherisches Gewebe, ohne jede Skelettelemente, und frei im Innern oder an der einen Seite mit dem Gewebe zusammenhängend das kleine zentrale Leitbündel, das aus wenigen Wasserleitungszellen besteht. Es ist vollständig berechtigt und verträgt sich ja auch mit dem bereits vorhin entwickelten Bild des Stigmarienbodens durchaus, aus dem Vorhandensein der zahlreichen Interstitien in den Geweben auf eine starke Durchnässung des Bodens dieser Pflanzen zu schließen. Die Pflanzen haben sogar schon außerordentlich viel früher bei sumpfigem Boden ein derartig lakunöses Gewebe angenommen. Hierauf weist wenigstens das Bild der inneren Rinde, das uns die etwa mitteldevonische Gattung *Asteroxylon* nach den Mitteilungen von Kidston und Lang bietet. Abb. 4a zeigt uns ein Bild des Querschnitts davon. Man sieht aus diesem Beispiel einer Pflanze, die mit noch viel primitiver konstruierten zusammen wuchs, daß schon bei den ältesten bekannten Formen die Stengelanatomie physiologisch so ausgestaltet wurde, wie sie noch heute unter ähnlichen Bedingungen wird und ist.

In edaphischer Beziehung ist es noch von Interesse, daß schon bei den karbonischen Bäumen und zwar den Cordaiten eine Art *Mycorrhiza* nachgewiesen ist. Osborn hat (Ann. Bot. 23, 1909, S. 603) bei *Amyelon radicans*, den Wurzeln von Cordaiten, eine solche nachgewiesen; schon vorher hatte F. E. Weiß (ebenda 18, 1904, S. 255) etwas ähnliches bei einer unbestimmbaren Wurzel gefunden.

In diesem Kapitel wären auch noch erwähnenswert — außer den mesozoischen Equisetineenböden, von denen schon die Rede war — die Pflanzen des Neokomsandsteins des Harzvorlandes (Quedlinburg). Da jedoch von diesen später die Rede sein wird, so können wir darauf verweisen.

Zuweilen geben auch die deutlich sichtbaren Verhältnisse der Böden fossiler Pflanzen recht merkwürdige Rätsel auf, so z. B. die übereinander folgenden Stubbenhorizonte der Niederlausitzer und ähnlicher Braunkohlen (s. Teumer, Jahrb. Hall. Verband, III, 3,

S. 1 ff.). Alle die Stubbenhorizonte außer dem liegendsten stecken mitten in der jetzigen Kohle, also reinem ehemaligem Humusboden. Die Meinung, daß es sich in den Stümpfen um die Sumpfzypresse (*Taxodium distichum*) handele, hat sich als z. T. unrichtig erwiesen; damit wurde das Problem der Art der Vegetationsbedingungen dieser Braunkohlenflora neu aufgerollt und erscheint gegen früher stark modifiziert. Diese Fragen haben die Forschung neuerdings stark beschäftigt; wir brauchen darauf hier nicht näher einzugehen, da sie in Kapitel 8g besonders behandelt werden.

b) Klimatische Kriterien

Bei der Besprechung von Grundsätzlichem über die Beurteilung klimatischer Verhältnisse auf Grund von Eigentümlichkeiten der fossilen Pflanzen wollen wir uns in diesem Kapitel beschränken; insbesondere sollen die Periodizitätserscheinungen, die rhythmischen Vorgänge im Wachstum der Pflanzen hier unberücksichtigt bleiben, von denen in einem besonderen Abschnitt die Rede sein wird. Es handelt sich daher für uns um die Hervorhebung einer Anzahl von sonstigen Eigentümlichkeiten der fossilen Pflanzen, die in bezug auf die Klimaverhältnisse der betreffenden Standorte ausgewertet werden können. Hierbei wird es sich in erster Linie um die Beantwortung der Frage handeln, ob man für die Existenz der betreffenden Flora stärkere oder schwächere Luftfeuchtigkeit oder Trockenheit voraussetzen muß oder darf, ferner um die Frage, welche Temperaturverhältnisse etwa aus der Konfiguration der Pflanzenwelt erschlossen werden können. Auch dieser letztere Fall zeigt viel Berührungspunkte mit der bereits eben erwähnten hier noch nicht zu besprechenden Periodizität des Pflanzenwachstums, so daß es schwer ist, diese Frage auszuscheiden. Es geschieht dies in erster Linie der übersichtlichen Trennung wegen.

Als klimatische Kriterien sind seit langer Zeit von den Paläobotanikern eine Anzahl Eigentümlichkeiten der fossilen Flora herangezogen worden, die auch heute wenigstens zum Teil noch als prinzipiell richtig angesehen werden können. Was die jüngeren Floren anbetrifft, also die tertiären, in denen die zahlreichen Pflanzen mit den heute noch lebenden außerordentlich enge verwandtschaftliche Berührungspunkte haben, so kann man für diese wohl ohne Widerspruch und Bedenken ähnliche Vegetationsbedingungen auch klimatischer Art annehmen, wie sie die heutigen Repräsentanten haben. Finden wir z. B. in der Tertiärflora nahe

Verwandte heute noch lebender Koniferen, wie der Sequoien, Taxodien, der Zeder, vieler Kiefernarten oder Laubbäume vom Charakter heute noch lebender *Juglans-*, *Acer-*, *Magnolia-*, *Carya-*, *Alnus-*, *Carpinus-* usw. Arten, so können wir, falls es uns gelingt, auf Grund der aufbewahrten Reste ein genügend begründetes Bild von der Verwandtschaft der fossilen mit den rezenten Arten zu gewinnen, annehmen, daß die fossilen Vertreter unter ähnlichen Boden- und Klimabedingungen gewachsen sind wie die entsprechenden heutigen Formen. Zum Teil weniger bestimmt, aber manchmal immer noch brauchbar ist die Benutzung der verwandtschaftlichen Verhältnisse für die Beurteilung paläoklimatischer Fragen, wenn man in ältere Perioden sich hinunterbegibt, mehr noch im Mesozoikum als in den Zeiten des Paläozoikums, wo insbesondere die Steinkohlenflora der Forschung ständig Rätsel paläobiologischer Art überhaupt aufgibt. Man hat für einen großen Teil der mesozoischen Flora früher mit Vorliebe angenommen, wegen der vielen dickledrigen Blätter, die viele mesozoische Pflanzen zeigen, daß diese in einem Trockenklima gewachsen seien. In der Tat erscheint ein solcher Schluß beim Anblick von Formen wie *Thinnfeldia*, *Ptilozamites* usw. sowie vieler der Zykadeenblätter verführerisch, zumal man bei einigen Formen wie z. B. *Pseudocycas* Nathorst noch weitere Hindeutungen auf xero-phytischen Bau der Blätter gefunden hat, ferner bei *Sciadopitytes*-Arten, wo die Spaltöffnungen in einer Rille versenkt liegen, die außerdem durch Papillen mehr oder weniger von der Außenwelt abgeschlossen waren. Das ist derselbe Blattbau wie er sich bei der noch lebenden japanischen Schirmtanne (*Sciadopitys verticillata*) findet, und doch wissen wir von dieser, daß sie alles andere eher als ein Trockenklima verträgt. Ferner wissen wir, daß mit manchen der vorigen zusammen auch Pflanzen aus verschiedenen Farngruppen existiert haben, wie Matoniaceen, „Dipteridinen“, für die wir sowohl nach ihrem Äußeren als auch nach ihrer Verwandtschaft mit den heutigen Formen unmöglich ein Trockenklima in Frage ziehen können[1]). Und dazu kommt, daß ein großer Teil dieser Pflanzen an vielen Stellen der Erde zur Bildung mächtiger autochthoner Kohlenflöze beigetragen hat, wie z. B. in China und Asien überhaupt. Wenn

[1]) Bei diesen Farnformen kann man trotz des höheren mesozoischen Alters auch die systematische Verwandtschaft für die biologischen Verhältnisse ohne Zaudern heranziehen, da die Verwandtschaft mit den heutigen, residuenhaften Nachfahren so eng ist und diese ausnahmslos ähnliche Vegetationsbedingungen lieben.

also demnach diese Pflanzen Torf- oder Humusbildner gewesen sind, also zum Teil Moorpflanzen, so verträgt sich auch dieser Punkt nicht mit der Annahme eines xero-phytischen Wachstums dieser Pflanzen. Es handelt sich vielmehr um einen Scheinxerophytismus, wie ihn heute noch Hochmoorpflanzen (Ericaceen u. a.) und auch Bäume tropischer Moore und von Regenwäldern zeigen.

Es ist überhaupt außerordentlich schwierig, die Frage zu beantworten, ob uns von der früheren Xerophytenflora etwas erhalten geblieben ist. Am ehesten könnte man an einige in Sandstein aufbewahrte Fossilien denken, die noch in situ in diesen Sandsteinen vorhanden sind. Insbesondere kommt hier die *Pleuromeia* des mittleren Buntsandsteins in Frage, die schon Walther als „Sukkulente der Buntsandsteinwüste" angesprochen hat. Es läßt sich in der Tat, obwohl die Pflanze anatomisch nicht genügend bekannt ist, eine solche Auffassung ganz unabhängig von der Frage, ob man den Buntsandstein als Wüstenbildung auffassen muß oder nicht, durchaus verstehen. Bei Bernburg standen Pleuromeien noch in Beständen aufrecht mit Wurzeln im Sandstein. Man weiß, daß sie entweder keine oder sehr abfällige Blätter gehabt haben müssen, und daß ihre Blüte ebenfalls ein Gebilde war, das verhältnismäßig wenig Flächenhaftes bot, und die ganze Pflanze war so eine einfache, unverzweigte, dickliche Stange, die man, wenn man will, sich auch fleischig vorstellen kann (Abb. 10). Ungelöst muß aber auch bei der Auffassung als Sukkulente die Frage bleiben, ob man *Pleuromeia* als im bloßen Wüstensand wurzelnd oder etwa in periodisch austrocknenden Pfützen (? vielleicht salziger Natur) wachsend sich vorstellen will. Hier kommt ja die Erscheinung hinzu, daß die Halophyten, die Salzpflanzen, wenn auch aus ganz anderen Gründen als die Wüstenpflanzen, zur Sukkulenz neigen. Halophytencharakter kann man auch z. B. für einige autochthon im Neokomsandstein des Harzes wachsende Pflanzen vermuten (von denen schon die Rede war). Hier kommen in der Gegend von Quedlinburg an verschiedenen Stellen Wurzelböden vor, die in losem, zerreiblichem gleichmäßigem Sandstein stecken, der außerdem zum Teil autochthone Farne, wie die starren Weichselien und die kleinen Hausmannien und Matonidien führt. Die Art, wie diese Pflanzenreste in dem Sandstein eingebettet sind, zeigt, daß die Einbettung nicht durch Wasser, sondern durch Einwehung, wie in losem Dünensande, erfolgt sein muß. Vor einigen Jahren zeigte mir Herr Abt.-Dir. H. Schroeder in einem Steinbruch ein

vollständiges, noch an dem Stämmchen sitzendes, büschelförmig gewachsenes *Weichselia*-Exemplar. Die Aufbewahrung dieses sowie der Hausmannien, Matonidien usw. zeigt deutlich, daß sich diese Reste um die Schichtungsfläche gar nicht kümmern, so daß man Einbettung durch verwehten Sand annehmen kann. Da es sich um strandnahe Bildungen handelt, kann man wohl für diese Pflanzen daran denken, daß es sich um mehr oder weniger halo-xerophytisch wachsende Dünengewächse gehandelt hat. Man sieht auch bei diesen Überlegungen, wie auch die edaphischen Fragen mit den klimatischen eng ineinander gehen und oft kaum zu trennen sind (vgl. Gothan, Palaeobot. Mitt. 1—4, Jahrb. Pr. G. L. A. 42, 2, 1923, S. 772 ff.).

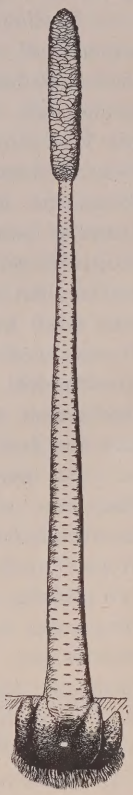


Abb. 10. Rekonstruktion von *Pleuromeia* aus dem mittl. Buntsandstein (Bernburg a. Saale).

Über die vermutlichen Klimaverhältnisse, unter denen die nordamerikanischen Unter-Kreide-Bennettiteen (*Cycadeoïdea*) wuchsen, hat Wieland Ansichten geäußert, die von den bisher gehegten abweichen (Amer. Journal Botany, 8, 1921, S. 218ff.; Yearbook Carnegie Instit. No. 20, 1921, S. 456). Er findet, daß „das Aussehen der dickstämmigen Cycadeoideen einen deutlichen Hinweis auf die Pflanzen trockener Wüsten in allen ihren Organteilen bietet, im Stamm, in der Belaubung, in den mit Schuppen, Haaren oder Filzbekleidung besetzten Blüten". Da er in der Lakotaformation auch im Gestein (Dreikanter, Windschliffe) ähnliche Anzeichen von „Wüstenklima" findet, so bestärkt ihn dies in der Annahme eines wüstenartigen Milieus für diese Pflanzen. Ihre Ausrüstung läßt auch ihre Widerstandsfähigkeit gegen Frost und ausdörrende kalte und warme Winde annehmen; extreme Temperaturunterschiede können ja bei derartigen Vegetationsbedingungen vorgestellt werden. Hier wäre nun zwar auch noch z. B. die eigentümliche Struktur des großen *Bennettites albianus* Stopes (Philos. Transact. Roy. Soc. B, 208, S. 411, 1918) zu erwähnen, bei dem die röhrenförmigen Zellen, die die Samen umhüllen, als Wasserspeicherer angesprochen wurden. Stopes hebt die „typically xerophytic structure of the

Cycadean stock" hervor. Jedoch wird man sich in bezug auf die Vorstellungen der Ökologie dieser Gruppe vor Verallgemeinerungen hüten müssen, und auch die Bestätigung der Ansichten Wielands weiteren Forschungen vorbehalten müssen. Andere Bennettiteen kommen ja inmitten einer gar nicht xerophytischen Flora vor (Juraflora von Whitby und viele andere).

Werfen wir noch einen Blick auf die älteren Floren, um zu zeigen, mit welchen Grundsätzen man dort versucht, den klimatischen Bedingungen des Pflanzenwachstums näher zu kommen, so können wir dann zunächst für die Steinkohlenflora die Schlüsse von H. Potonié, White u. a. herbeiziehen, die sich vielfach über diese Probleme Gedanken gemacht haben. Das Vorkommen der Baumfarne ist für Potonié, wie auch bereits für die älteren Forscher (schon A. Brongniart) ein Zeichen, daß das Klima ein tropisch warmes und feuchtes gewesen ist. Wenn man nicht den Boden aller augenblicklichen Tatsächlichkeit verlassen will, so wird man seine Ansicht, daß die großen mit Pecopteris und anderen Formen geschmückten Psaronien-Farnbäume in einem feuchten Klima gelebt haben, ohne weiteres beipflichten können. Daß dies aber gerade tropisch heiß gewesen sein muß, kann oder braucht man aus dem Auftreten der Baumfarne nicht schließen.

Bei genauerer Betrachtung des Vorkommens der heutigen Baumfarne sieht man, daß tropisch heißes Klima keineswegs für ihr Wohlbefinden notwendig ist, sondern daß sie gerade in den Tropen vielfach die höhere Bergregion aufsuchen, in der die Luft ständig mit Nebel und Feuchtigkeit geschwängert ist, die Temperatur aber kühler als in der Ebene des betreffenden Tropengebietes ist. Gebiete besonders starken Farnbaumwachstums sind Tasmanien und Neuseeland, die beide durchaus kein tropisches Klima zeigen. In Neuseeland ist sogar bekannt, daß in einem dichten Walde unterhalb einer Gletscherstirn noch Farnbäume in üppiger Form wachsen, und bei Schneefällen sind selbst beschneite Farnbäume in diesen Gegenden keine außergewöhnliche Erscheinung. Stärkere Frosttemperaturen treten aber nicht auf; das Klima ist eben durch die mildernde Wirkung der Meeresnähe außerordentlich ausgeglichen, und nur so ist das Vorkommen der Farnbäume in der Nähe eines Gletschers verständlich.

Wir wollen hier nicht bereits auf alle Einzelheiten eingehen, die man vorgebracht hat, um sich die klimatischen Verhältnisse der Steinkohlenflora und anderer Floren zu restaurieren, da wir auf

diese noch bei der Besprechung der betreffenden Floren selbst wieder zu sprechen kommen werden. Solche Punkte sind das Vorkommen oder Fehlen von Epiphyten, von Schling- und Kletterpflanzen, von Stammbürtigkeit der Blüten oder der Fruktifikationsorgane überhaupt (Kauliflorie), eine Erscheinung, die besonders an tropischen Holzgewächsen auffallend und bekannt ist. In bezug auf die Beurteilung der Luftfeuchtigkeit spielt auch noch die Stärke der Entwicklung des Hautgewebes eine Rolle, das ja bei Bewohnern trockener Klimate eine besonders charakteristische Dicke aufweist, ferner die Feinheit der Blattdifferenzierung und die Konsistenz dieser; von dem Verhalten bei xerophytischen Pflanzen hatten wir eben schon gesprochen. Schließlich gibt auch die Gesamtphysiognomie der Flora gewisse Anhalte, ob hohe baumförmige oder meist niedrige Gewächse überwogen usw. Wir müssen hier noch betonen, daß bei der Auswertung der einzelnen physiologischen Eigentümlichkeiten der Pflanzen man niemals das Gesamtbild, das sich aus der Summe der zu verwertenden Umstände ergibt, aus dem Auge verlieren darf, das gewissermaßen eine jeweilige Kontrolle etwa gewonnener Anschauungen durch die Ergebnisse der Betrachtung anderer Eigenschaften der betreffenden Pflanzen und auch ihres geologischen Vorkommens notwendig ist, will man nicht allzu leicht in Irrtümer und Einseitigkeiten verfallen. Es läßt sich dies im Einzelnen besser bei der Betrachtung der Florentypen der verschiedenen Perioden zeigen, und wir begnügen uns hier mit diesen Andeutungen, deren nähere Ausführung zu unnötigen Wiederholungen in diesem und den späteren Kapiteln führen würden.

4. Rhythmische Erscheinungen im Wachstum der fossilen Pflanzen (Periodizitätserscheinungen)

In diesem Abschnitt wollen wir auf diejenigen Erscheinungen im Wachstum der fossilen Pflanzenwelt zu sprechen kommen, die wir, obwohl noch in den vorigen Abschnitt hineingehörend, dort absichtlich fortgelassen hatten, weil sie in der Beurteilung von Klimafragen eine besondere Rolle gespielt haben und noch spielen und ihrerseits einen ziemlich geschlossenen Komplex von Sondererscheinungen darstellen, der auch aus diesem Grunde gesondert behandelt werden kann. Rhythmische Erscheinungen im Wachstum der heutigen Pflanzenwelt haben für die fossilen Pflanzen besonders

in den Fällen Interesse, wo es sich um ausdauernde, eine Anzahl von „Vegetationsperioden" durchhaltende und fortwachsende Pflanzentypen handelt, als welche z. B. die Laubbäume, Gymnospermenbäume und andere frühere baumförmige Gewächse wie die karbonischen Lepidophyten, Calamiten usw. anzusehen sind. Für fossile, nicht ausdauernde Gewächse, also z. B. einjährige Pflanzen oder solche, bei denen zwar der Wurzelstock ausdauert, aber die in den einzelnen Vegetationsperioden oder rhythmischen Perioden hervorgebrachten neuen Stengel und Blätter wieder vollständig absterben und abgeworfen werden, spielt die Frage des Vegetationsrhythmus keine besondere Rolle, da man meist einen solchen an den Fossilien nicht feststellen kann.

In welcher Weise äußert sich in der heutigen Flora ein Rhythmus oder eine Periodizität des Wachstums der ausdauernden Pflanzen? Bei den Laubbäumen und Nadelbäumen sind charakteristisch dafür die bekannten „schlafenden Knospen", die während einer kürzeren oder längeren Periode des vegetativen Stillstands geschlossen bleiben und beim Eintritt eines neuen Wachstumimpulses die Blätter usw. austreiben. Neben diesem Austreiben der ruhenden Knospen bemerkt man Periodizitätserscheinungen auch im Verfolg des Wachstums der inneren Organe der Pflanze, und insbesondere bei den Gewächsen mit sekundärem Holzkörper gibt sich das Vorhandensein einer periodischen längeren oder kurzen Vegetationsruhe in der Ausbildung der bekannten Zuwachszonen, gewöhnlich „Jahresringe" genannt, zu erkennen. Die Bezeichnung „Jahresringe" trifft für gewisse Regionen im allgemeinen zu, wie z. B. für die gemäßigten oder kälteren Klimate. In den Gegenden mit mehr gleichbleibender Temperatur können jedoch, wie Untersuchungen verschiedener Forscher in den Tropen gezeigt haben, im Jahre selbst mehrere Zuwachszonen zur Ausbildung kommen. Im allgemeinen pflegt die Ausprägung der Zuwachszonen umso stärker zu sein, je größer der Temperaturunterschied zwischen der Vegetationsperiode und der Ruheperiode ist und je länger letztere andauert. Jedoch können auch Wechsel von regenreichen und trockenen Perioden ähnliche Zuwachszonen zustande bringen, oder die Ursachen sind ganz unbekannt. Heutzutage liegen die Verhältnisse wesentlich so, daß eine große Menge von Holzgewächsen mit Periodizitätserscheinungen behaftet ist und daß diese derartig weit in die Organisation und das Wesen der Pflanze eingedrungen sind, daß sie als erbliche Merkmale erscheinen.

Es ist bekannt, daß Pflanzen aus unseren Klimaten, wenn sie in das Klima einer Tropengegend mit geringem oder keinem klimatischen Wechsel verpflanzt werden, ihre Periodizitätserscheinungen im großen und ganzen beibehalten, ein Zeichen, wie sehr diesen Formen diese Eigenschaft in Fleisch und Blut übergegangen ist. Verschiedene Forscher, wie z. B. Klebs, Späth u. a., haben sich bemüht, an solchen gewissermaßen erblich periodisierten Pflanzentypen noch nachzuweisen, daß diese rhythmischen Erscheinungen in Wirklichkeit auf äußere Einflüsse zurückzuführen sind, jedoch werden ihre Anschauungen anscheinend von den meisten Botanikern nicht gebilligt[1]). Derartige Experimente sind sowohl mit Bezug auf ihren Erfolg als auch den Wert ihres Erfolges für die Allgemeingültigkeit von vornherein zweifelhaft, eben weil mit Pflanzen experimentiert wird, denen die rhythmischen Wachstumserscheinungen mehr zu einer konstitutionellen Eigenschaft oder wenn man will zu einer spezifischen Eigenschaft geworden sind. Eine andere Frage ist es, inwieweit für die frühere Pflanzenwelt von einer solchen, wenn man so sagen darf, inhärenten Periodizität, also einem veranlagungsmäßigen Rhythmus im Wachstum die Rede sein kann. Man wird da, um auf diese Frage überhaupt eine Antwort zu bekommen, sehr weit zurückgreifen müssen, da ja bekannt ist, daß in späteren Formationen etwa seit der Kreide, aber auch schon im Jura die Zuwachszonen in stärkerer Ausbildung im Holzkörper zu den ständigen Erscheinungen gehören; man weiß ferner, daß im Paläozoikum sie auch keineswegs gefehlt haben, allerdings nur in gewissen Regionen und anscheinend unter gewissen Bedingungen in die Erscheinung getreten sind. Es dürfte in dieser Frage von Wert sein, zunächst einmal die ältesten Floren, bei denen man sekundäres Dickenwachstum kennt, Revue passieren zu lassen und von diesen fortschreitend auf die jüngeren überzugehen. Die ältesten Formen, an denen wir sekundäres Dickenwachstum bemerken, kennen wir aus dem Oberdevon bezw. einige aus dem oberen Mitteldevon. Es sind zum Teil mächtige Stämme, die im Aufbau, in dem Aussehen, in der anatomischen Beschaffenheit sich im ganzen mit denen des Kulms

[1]) Die Literatur ist bei Antevs (1917) eingehend berücksichtigt, und ich verweise hier darauf. Wenige neuere Botaniker scheinen sich die Frage vorgelegt zu haben, was zu der Sache die Fossilien sagen, abgesehen von denen, die gewohnt sind, auch die Existenz einer ehemaligen Pflanzenwelt in Rechnung zu ziehen, die sich doch nicht ableugnen läßt und ihrerseits immerhin allerlei Anregendes bietet.

und unseres sonstigen Karbons decken. Es ist hierbei gleichgültig, ob sie systematisch zu eben denselben Pflanzengruppen gehört haben; der Bau des Holzkörpers selber ist jedenfalls außerordentlich ähnlich und gleichförmig und in der Frage eventueller rhythmischer Erscheinungen im Dickenwachstum offenbar mit ihnen gleich zu bewerten. Es ist schon lange bekannt, und von zahlreichen Autoren immer wieder hervorgehoben worden, daß diese als *Dadoxylon* oder *Araucarioxylon*, *Cordaïoxylon* bezeichneten Stämme unserer Steinkohlenflora sich durch den gänzlichen Mangel an irgend welchen regelmäßigen, ausgeprägten Zuwachszonen auszeichnen, und nicht zum geringsten Grunde hieraufhin ist behauptet worden, daß die Wachstumsbedingungen der Steinkohlenflora auf ein außerordentlich gleichförmiges, nicht oder wenig periodisiertes Klima schließen lassen. In dieselbe Richtung weist eine Erscheinung, die man vielleicht gelegentlich ebenfalls schon hervorgehoben hat, die aber im allgemeinen bisher noch weniger Beachtung gefunden zu haben scheint. Da ist nämlich das Fehlen des Nachweises irgend einer Spur von ruhenden Knospen an den Pflanzen der Steinkohlenformation, von denen wir oben sprachen. Es wäre durchaus zu erwarten, daß im Falle einer fühlbaren regelmäßigen Vegetationsruhe der gewöhnlichen Steinkohlenflora solche ruhenden Knospen, wie sie heute alle derartigen zeitweise und regelmäßig periodisch ganz ruhenden Gewächse zeigen, bei den großen Steinkohlenbäumen vorhanden gewesen wären, wie z. B. bei den Lepidophyten, den Calamiten und Cordaiten und andern Gewächsen mit Sekundärzuwachs oder den Walchien des Rotliegenden. Jedoch hat man bisher noch keine Spur von solchen Ruheknospen gefunden. Man kann hier nicht den Einwand machen, daß sich derartige Knospen und jungen Organe fossil zufällig nicht erhalten haben. Die Funde von Zweigen aller dieser Pflanzen in den verschiedensten Entwicklungs- und Größenstadien sind zahlreich[1]), so daß die voll-

[1]) Als Beispiele von Abbildungen jugendlicher, deutlich noch im Stadium der Entwicklung eingebetteter Koniferenzweige usw. des Paläozoikums seien zitiert: *Walchia* (Göppert, Palaeont. 12, 1864, T. 50, 1); *Asterophyllites* (Lindley u. Hutton, Foss. plants, 3, T. 173); desgl. Sternberg, Versuch I, T. 49, 1. Gewöhnlich werden derartige „jugendliche" Exemplare nicht abgebildet, da sie meist unbestimmbar sind; in den Sammlungen findet man sie öfter, sowie beim Sammeln selbst. Bemerkt sei noch, daß das Fehlen von Ruheknospen bei den heutigen Lycopodien und Equiseten nicht mit dem gleichen Umstande bei den baumförmigen Lepidophyten und Calamiten des Paläozoikums verglichen werden kann, da es sich bei den heutigen Formen entweder um solche handelt, deren vegetative Triebe jährlich absterben, oder um solche, bei denen die Sprosse am

ständige Nichterhaltung etwaiger Ruheknospen unmöglich angenommen werden kann. Kennen wir doch z. B. von den verschiedensten Farnblättern der Steinkohlenformation solche noch in eingerolltem Jugendzustand, und wenn von diesen die Organe im Jugendstadium erhalten geblieben sind, so kann man die Nichterhaltung bei den anderen Pflanzen nicht einfach der Ungunst des Zufalls zuschreiben. In jüngeren Formationen, z. B. im Tertiär, sind ja auch solche Knospen oder deren Schuppen häufig genug gefunden. Mit anderen Worten, das Fehlen von Ruheknospen sowohl als auch das Fehlen der Zuwachszonen bei diesen Gewächsen bringt uns zu dem Schluß, daß diese Gewächse keine Ruheperiode im Wachstum gekannt haben, und ein solches andauerndes gleichförmiges Wachstum ist eben nur denkbar unter einem wenig periodisierten Klima. Die Idee, die ebenfalls von einem Autor ausgesprochen worden ist, daß etwa diese Gewächse mit großer Schnelligkeit innerhalb einer einzigen Vegetationsperiode emporgewachsen sein könnten, ist indiskutabel und beruht auf einer Verkennung des eigentlichen Sinns und Zwecks des sekundären Dickenzuwachses der Pflanzen, das eben von den Pflanzen doch nur zu dem Zweck erworben wurde, um ein Wachstum über längere Zeiträume, über mehrere Vegetationsperioden hinaus durchzuführen. Dabei bleibt unbestritten, daß eine Anzahl von Gewächsen einen ausdauernden Stamm auch ohne dieses zuwege gebracht haben, wie die Farnbäume und Palmen, die kein eigentliches Dickenwachstum, sondern mehr nur ein Längenwachstum des Stammes aufzuweisen haben und gegenüber der Überzahl der baumförmigen Gewächse mit nachträglichem Dickenzuwachs sehr zurücktreten.

Es ist mit Rücksicht darauf, daß bei vielen heutigen Pflanzen die Dickenwachstumsperiodizität als erbliches oder spezifisches Merkmal erscheint, behauptet worden, daß die Zuwachszonenlosigkeit der Steinkohlenpflanzen in ähnlichem Sinne zu bewerten sei; ein anderer Autor behauptet, daß die auf niedriger Organisationsstufe stehende Steinkohlenflora gewissermaßen noch nicht zu der Ausbildung von Zuwachszonen vorgeschritten war. Das letztere

---

Boden versteckt und geschützt angeordnet werden, oder um solche, die vermöge besonderer Verhältnisse ihrer Organisation oder der Umgebung ausdauern können. Viele dauern bekanntlich nicht aus; Formen mit sekundärem Dickenwachstum gibt es heute nicht mehr, alle sind Kräuter. Es ist natürlich sehr verschieden, ob eine Pflanze als niedriges Kraut oder als hoher, mehrere oder zahlreiche Wachstumsperioden überdauernder Baum durchhalten muß.

ist in doppelter Beziehung unrichtig. Denn mögen in der Steinkohlenflora auch noch keine Angiospermen und erst am Schluß dieser Periode einige Koniferen und Cykadophyten in die Erscheinung getreten sein, im allgemeinen also noch keine Nadelbäume vorhanden gewesen sein, so ist es doch unmöglich, die Steinkohlenflora an sich als eine niedrig organisierte in bezug auf ihre Anpassungshöhe zu bezeichnen. Im Gegenteil, jeder, der diese Pflanzen etwas näher kennt, wird sie als verhältnismäßig hoch organisierte, ihren Verhältnissen recht gut angepaßte ansprechen müssen, und unsere Darlegungen in dieser Richtung in Kapitel 2 dürften wohl gezeigt haben, daß physiologisch diese Pflanzen trotz ihrer „tieferen" Stellung (im System) mutatis-mutandis den heutigen ebenbürtig waren.

Bei genauerem Studium ergibt sich ferner, daß dieser Mangel an Periodizitätserscheinungen im Wachstum dieser Floren offenbar ein regionaler gewesen ist. Soviel man bisher hat sehen können, ist diese Eigenschaft den Steinkohlengewächsen der meisten Regionen, in denen sich die Flora von gleichem Typus findet, gemeinsam. Die Pflanzen in den Torfdolomiten Englands und Deutschlands, wie auch Südrußlands und anscheinend sogar paläozoische Hölzer von Spitzbergen zeigen die nämliche Erscheinung; und da die Flora desselben Typus sich bis 29° nördlicher Breite herunter verfolgen läßt, können wir auch für diese Regionen nichts anderes annehmen. Indes sind Holzgewächse mit Zuwachszonen im Paläozoikum keineswegs unbekannt. Wie ich schon in meinem Lehrbuch S. 475 erwähnt habe, ist mir aus dem europäischen Karbon ein Holzquerschnitt mit regelmäßigen Zuwachszonen zu Gesicht gekommen, die recht scharf abgesetzt waren, sich also nicht etwa mit anomalen sogenannten Pseudojahresringen, die infolge von Wachstumsstörungen usw. auftreten und die auch im Karbon wohlbekannt und ebenso kenntlich sind wie heute[1]), verwechseln lassen. Es ist dies aber bisher der einzige Fall dieser Art geblieben, und allem Anschein nach dürfte es im Karbon sowohl wie im Rotliegenden bisher keinen zweiten derartigen Fall geben. Etwaige dahingehende Angaben haben sich bisher noch immer nicht bewahrheitet oder etwaige Zuwachszonen sind so schwach ange-

[1]) Solche Fälle aber zeigen andererseits deutlich, daß auch die Karbongewächse des heimischen Typus (arktokarbonische Flora) gewissermaßen latent sehr wohl die Tendenz zur Ausbildung von Zuwachszonen besaßen, wozu eben im allgemeinen der „Anreiz" gefehlt zu haben scheint.

deutet, daß sie nicht besonders ins Gewicht fallen. Anders liegen die Verhältnisse dagegen in den Gebieten der sogenannten Gondwana- oder Glossopterisflora. Hier sind sehr auffallenderweise sowohl aus Australien als auch aus Ostindien, den Falklandsinseln und Uruguay mehr oder weniger zahlreiche Holzkörper bekannt geworden, die unleugbar echtes periodisch abgesetztes Dickenwachstum zeigen, neben solchen, die aller Zuwachszonen entbehren. Da in diesen Gebieten die permische Vereisung geherrscht hat, so liegt der Gedanke sehr nahe, diese Zuwachszonenbildung nicht mit spezifischer Veranlagung, sondern mit klimatischen Differenzierungen in Zusammenhang zu bringen, die etwa als regionale Nachwehen der Klimaverschlechterung in diesen Gegenden in die Erscheinung getreten sind. Und dies wird selbst von denen, die den Zuwachszonen jeden Wert in paläoklimatischen Fragen absprechen möchten, als berechtigt zugegeben. Außerdem hat sich gezeigt, daß auch in nördlich vorgeschobenen Gebieten mit Gondwanapflanzen, nämlich in Sibirien und Nordrußland, Hölzer mit echten Zuwachszonen auftreten. Daß auch hier eine stärkere Periodisierung des Klimas anzunehmen ist, als im Gebiete unserer Steinkohlen- und Rotliegenden Flora, möchte ich für möglich oder wahrscheinlich halten, obwohl erst ausgedehnteres Material in dieser Richtung aus diesen Gegenden untersucht sein müßte. Zu der Anschauung, die z. B. von Antevs mit Beziehung auf die heutigen Pflanzen vertreten wurde, daß die Zuwachszonenlosigkeit unserer Steinkohlenpflanzen ebenfalls mit spezifischen Eigentümlichkeiten der damaligen Pflanzen zusammenhinge, könnte man auf Grund des Befundes bei der Gondwanaflora kommen, wo sowohl Holzkörper mit als auch ohne Zuwachszonen auftreten. Bei unserer heimischen Steinkohlenflora aber müßte Antevs annehmen, daß alle die betreffenden Pflanzen die spezifische Eigenschaft des Mangels der Periodizitätserscheinungen und zwar nicht nur in bezug auf die Zuwachszonenlosigkeit gehabt hätte. Damit aber kann man eigentlich von einer spezifischen Eigentümlichkeit überhaupt nicht reden, denn es wäre doch auch im Hinblick auf die Verhältnisse im heutigen Regenwalde der Tropen, wo an sich alles gleichmäßig fortwachsen könnte, aber trotzdem Bäume mit und ohne Periodizitätserscheinungen nebeneinander stehen, außerordentlich merkwürdig, wenn die Steinkohlenbäume alle zusammen dieselbe spezifische Eigentümlichkeit gehabt hätten, keine Zuwachszonen zu bilden. Dann ist eben die Eigenschaft

offenbar keine spezifische[1]), sondern eine anderen Verhältnissen zugrunde liegende. Das erwähnte, eine Ausnahme bildende Stück aus dem europäischen Karbon mit typischen Zuwachszonen, könnte eine Erklärung finden durch die Annahme der Einschwemmung aus etwa höher gelegenen Gebieten dieser Perioden, wo ja eine starke Gebirgsbildung gerade bei uns vorhanden war. Von der Flora dieser Hochländer kennen wir nach allgemeiner Annahme so gut wie nichts. Aber gerade unter den Holzstämmen, den weit verschwemmbaren, fast haltbarsten Objekten auch der heutigen Pflanzenwelt, könnten sich gelegentlich auch einmal solche befinden, die etwa von diesen Hochländern herunter transportiert wären.

Trotz mancher gegenteiligen oder einschränkenden Behauptungen sind bei uns und auch in den meisten Gebieten der Nordhemisphäre im Rotliegenden die Verhältnisse in bezug auf die Zuwachszonenbildung nicht viel anders als im Karbon selber. Man ist geneigt, das Rotliegende an vielen Stellen als eine Periode kühlerer und trocknerer Klimate anzusehen, und die Trockenheit des rotliegenden Klimas hätte dann eine Art Auftakt gebildet zu dem teilweise sehr trockenen Klima des (unseres) Zechsteins, wo die Austrocknung großer Meeresteile schließlich zur Bildung der gewaltigen Stein- und Kalisalzablagerungen führte, die wir gerade in Deutschland in dieser Periode so reichlich kennen. Sowohl die Zuwachszonenbildung selber, als auch die ganzen Verhältnisse der Flora im Rotliegenden lassen jedoch erkennen, daß wenigstens an den Stellen, wo diese Flora wuchs, von einer tiefergreifenden Änderung der Klimaverhältnisse während des größten Teils des Rotliegenden kaum die Rede sein kann. Der Unterschied zwischen der Rotliegend- und Steinkohlenflora besteht vielmehr im wesentlichen darin, daß ganze in der Steinkohlenformation reichlich entwickelte Pflanzengruppen und -familien verarmten und allmählich ausstarben, ferner darin, daß die Bedingungen der Moorbildung und der Kohlenbildung weit ungünstiger wurden, so daß es nur zu untergeordneten lokalen Kohlenablagerungen kam, wohl infolge des Aufhörens der Senkungsvorgänge; besonders aber darin, daß die Zahl der zusagenden Standorte gegen die Steinkohlenformation sich außerordentlich verringerte. Die Standorte waren immerhin ja recht zahlreich, und eine vielleicht im Rotliegenden

[1]) Der Ausdruck „spezifisch" fordert sozusagen sinngemäß die gleichzeitige Existenz des Gegenteils, das aber nicht vorhanden ist. Eine spezifische Eigentümlichkeit an sich ist ein Nonsens.

einsetzende „Klimaverschlechterung“ hat jedenfalls auf die Vegetationsgebiete der erhaltenen Flora keinen großen Einfluß gehabt. Immerhin mögen letzten Endes die Vorwehen der folgenden Trockenklimate zur Beschleunigung des Endes der Karbonflora mitgewirkt haben. Auch in den Gondwanagebieten haben sich die dahin gedrungenen Formen nicht halten können. Auch aus dem Kupferschiefer kennen wir sehr wohl untersuchbare Holzstämme, und in dem Arboretum fossile von Göppert befinden sich einige Schliffe davon zu jedermanns Ansicht. Auch hier kann von einer nennenswerten Zuwachszonenbildung nicht die Rede sein. Auch hier müssen die Pflanzen des Kupferschiefers, soweit sie uns erhalten sind, unter recht gleichförmigen, dauernden Vegetationsbedingungen haben wachsen können, wenigstens an den Stellen, von wo wir solche kennen, womit nicht gesagt sein soll, daß etwa an anderen Punkten benachbarter oder entfernterer Gebiete, von denen wir nichts kennen, nicht eine andere Flora unter anderen Vegetationsbedingungen gewachsen sein könne.

Lenken wir unseren Blick auf die Vorkommnisse in der Triasformation, so sind wir auch da, was die Funde an Hölzern anbelangt, keineswegs im Stich gelassen. In Deutschland kennt man solche aus dem Buntsandstein und Keuper. Und auch aus anderen Gegenden, z. B. aus Nordamerika, liegen Mitteilungen über solche Vorkommnisse vor. Wie ich schon früher angegeben habe, bemerkt man an einigen Hölzern des Keupers, wenn auch nicht starke, so doch unverkennbare und periodisch auftretende Zuwachszonen, die sich jedoch in der Schärfe ihrer Ausbildung in keiner Weise mit den späteren und jetzigen vergleichen lassen. Im ganzen kann man sagen, daß auch in der Trias noch Stämme ohne und solche mit schwachen Zuwachszonen nebeneinander vorkamen. In der Juraformation sind eine große Menge von fossilen Holzstämmen aus den verschiedensten Gegenden der Erde bekannt geworden, sowohl aus Europa als auch aus Afrika, Südamerika und wohl noch anderen Erdteilen. Eine große Anzahl von diesen, und man kann wohl sagen, bei weitem die größte Zahl der aus den gemäßigten Zonen stammenden Hölzer hat im Jura und zwar schon im Lias zum Teil recht deutlich abgesetzte Jahresringe besessen. Man ist neuerdings geneigt, gegen den Lias zu regional eine Abkühlung des Klimas anzunehmen, wie z. B. Pia auf Grund seiner Dasycladeenstudien (Zeitschr. indukt. Abst. u. Vererb.lehre, 30, 1922, S. 96); und vielleicht darf man wenigstens für unsere Region das oft mar-

kante Auftreten der Jahresringe bei den Koniferenhölzern gegenüber den triadischen als im selben Sinne sprechend anführen. Eine Veränderung in der Landpflanzenverbreitung läßt sich dagegen schwerlich nachweisen (vgl. auch S. 62).

Außer Hölzern mit gut abgesetzten Zuwachszonen tauchen jedoch auch solche mit schwächeren Zuwachszonen oder gar ohne diese auf. Ich hatte früher geglaubt, als ich die von mir beschriebenen Holzreste von Spitzbergen und König Karlsland noch für jurassisch hielt und gleichzeitig in den jurassischen Stämmen unserer Gegenden fast immer ziemlich deutliche Zuwachszonen, anderseits ein Fehlen solcher Zuwachszonen bei jurassischen und kretazischen Stämmen aus Ostafrika bemerkt hatte, daß sich hierin eine stärkere Ausbildung von Klimazonen entsprechend der Neumayrschen Annahme im Jura erblicken ließe. Hierzu war ich um so mehr berechtigt, als die Zuwachszonen der genannten arktischen Vorkommnisse außerordentlich kräftig und stark abgesetzt waren, etwa wie heute bei uns. Jedoch bin ich von dieser Art der Auffassung für die Juraformation in dem damals vermuteten Maße wieder abgekommen und zwar aus verschiedenen Gründen. Einmal kommen auch in den gemäßigten Zonen, wie auch die von Antevs erwähnten Holzfunde von Feuerland (55 bis 56° südlicher Breite) zeigen, eine gewisse Anzahl von jahrringfreien Stammresten vor, für die man ohne besonderen Grund wohl nicht die Heranschwemmung aus weit entfernten wärmeren Gebieten in Frage ziehen könnte. Weiter aber hat sich gezeigt, daß die bereits eben erwähnten arktischen Holzreste nicht der Juraformation, sondern der unteren Kreide angehören, was man damals, da die Untersuchung der Tierreste von Pompecki noch nicht vorlag, nicht wissen konnte. Dem ungeachtet bleibt die Zuwachszonenbildung bei diesen arktischen Hölzern für paläoklimatische Fragen außerordentlich wichtig, wenn auch ihre Aussagen natürlich sich auf entsprechend jüngere Schichten beziehen. Ein weiterer Grund für meine revidierte Anschauung liegt aber auf anderem Gebiete; die Verbreitung der Jurafloren, besonders der mittleren, stellt sich nämlich der Annahme einer stark fühlbaren zonalen Klimadifferenzierung auf der Erdoberfläche in den meisten Regionen hindernd entgegen, worauf wir nachher noch einmal zu sprechen kommen werden. Die boreale Provinz Neumayrs würde im Rahmen meiner jetzigen Anschauung nicht im Sinne von Klimazonenbildung, sondern eher rein tiergeographisch zu deuten sein.

Trotz allem bietet die stärkere unverkennbare Ausbildung der Zuwachszonen in der Juraformation einen für den Kenner recht auffälligen Gegensatz zur vorhergehenden Triasformation. Beispielsweise an den zahlreichen Hölzern aus dem englischen Lias und Oolith der Yorkshireküste und an ähnlichen Vorkommnissen auch aus Deutschland zeigt sich, daß die Überzahl der vorhandenen Stämme mit recht deutlichen Jahresringen versehen sind. Wenn man auch einen Teil dieser Holzreste, leider kann man nicht sagen welchen, auf das Konto z. B. der Ginkgobäume mit laubartiger Beblätterung setzen kann, bei denen man vielleicht damals schon einen periodisch freiwilligen Laubwurf (eine Art „inhärenter Periodizität") und damit zusammenhängend stärkere oder schwächere Zuwachszonenbildung ohne Einfluß eines stärker periodisierten Klimas nach Analogie mancher jetzt lebenden Laubbäume der warmen Erdgegenden sich vorstellen könnte, so wird doch für die Mehrzahl dieser Holzstämme die Zugehörigkeit zu Nadelbäumen außer Frage stehen, d. h. zu Bäumen mit persistierenden Blättern, und diese werden wesentlich nur dann zur Ausbildung stärkerer Zuwachszonen schreiten, wenn die Periodisierung des Klimas durch fühlbaren Temperaturwechsel herbeigeführt wird, weniger dann, wenn dieser im Wechsel einer trockenen und feuchten Periode besteht. Man weiß ja schon seit Schacht, daß *Araucaria brasiliensis* fast keine oder nur schwache Jahresringe ausbildet, was bei vielen in derartigen Gegenden wachsenden Araukarien ähnlich ist, während die Chile-Araukarie, die in der Schneeregion der chilenischen Anden zu Hause ist, solche sehr deutlich bilden soll. Es scheint also, als ob man an vielen Stellen in der Juraformation eine gewisse Periodisierung des Klimas in Gestalt eines Wechsels wärmerer und kälterer Perioden annehmen kann, der aber, obwohl zur Jahresringbildung ausreichenden Anreiz bietend[1]), nicht stark genug war, um die Weiterexistenz einer homogenen Flora auf weite Areale hinaus zu gefährden. Wenn aber die klimatischen Schwankungen an den Orten, von wo uns Pflanzenreste überliefert worden sind, verhältnismäßig schwach waren, so können wiederum ausgleichende Faktoren wie Meeresströmungen warmer und kalter Art ihren Einfluß viel stärker und in viel höhere Breiten hinauf fühl-

[1]) Hierzu ist ja keineswegs etwa die Annahme von Frostgraden nötig. Wie ich schon 1908 hervorhob, würde eine periodische Herabsetzung der Temperatur auf 4—6 % (nach den heutigen Verhältnissen) eine starke Verringerung oder gar Sistierung des Wachstums selbst vieler heimischer Pflanzen herbeiführen.

bar gemacht haben, als wir es bei den heutigen Verhältnissen sehen, und hierin kann man vielleicht auch eine Erklärung für den Zuwachszonenmangel der genannten Hölzer aus Feuerland suchen. Von der Kreide an, und zwar speziell von der unteren Kreide an, lassen sich auch auf Grund der Zuwachszonenbildung zonale klimatische Differenzierungen unschwer erkennen. Dafür sprechen einmal die schon erwähnten Holzreste aus der Arktis mit ihren scharf wie heute abgesetzten Jahresringen. Der Gedanke übrigens, daß diese Holzreste noch jünger und womöglich gar tertiären Alters sein könnten, ist zurückzuweisen, da mindestens auf Spitzbergen die Lagerungsverhältnisse das Alter eindeutig festzusetzen gestatten, wie Nathorst selber mehrfach hervorgehoben hat; schließlich spricht die Flora der Abdrücke auch dagegen. Außerdem wird jeder, der in der fossilen Koniferenanatomie genügend bewandert ist, auf Grund der Holzreste selber den Gedanken eines tertiären Alters[1]) als indiskutabel bezeichnen müssen, nachdem z. B. in Nordamerika (Staten Island) ähnliche Formen aus der oberen Kreide bekannt geworden sind, ebenso aus dem Lower Greensand Englands usw. In unseren Breiten enthalten wenigstens die Koniferenhölzer aus der Kreide stets, wenn auch nicht übermäßig stark abgesetzte Jahresringe, wogegen dies bei dem Holz aus dem versteinerten Wald von Kairo nicht zu bemerken ist. Bei Kairo kommen außerdem noch eine Anzahl Laubhölzer vor, deren Zuwachszonenverhältnisse außerordentlich lebhaft an die Art und Weise erinnern, wie sich die Zuwachszonenbildung im tropischen Regenwalde äußert, wie ich dies bereits früher dargetan habe.

Was die Verwendung der Dikotylenhölzer anbetrifft, die seit der Kreideformation und im Tertiär ja reichlich bekannt sind, so sind hier die Zuwachszonen nur mit Vorsicht als klimatische Indizes zu benutzen, da nach den Mitteilungen der Forscher in den Tropen sogar im Regenwalde eine Anzahl von Bäumen periodischen Laubfall und Zuwachszonenbildung zeigt. Allerdings dürfte diese auch für die Dikotylen nach der Meinung der Botaniker, mit denen

---

[1]) Eine Exempelprobe in dieser Richtung: Einen solchen kretazischen Typus hatte Kräusel in seiner Dissertation (Beitr. zur Kenntnis d. Hölzer a. d. schles. Braunk. 1913, S. 18; *Protopiceoxylon*) angegeben; in einer Besprechung hatte ich, ohne Näheres zu kennen, diesen Typus in der Tertiärflora als „eine sehr merkwürdige Entdeckung" bezeichnet (z. B. Geol. Zentralbl. 20, S. 77). Es hat sich dann später herausgestellt, daß die vertikalen Harzgänge traumatisch waren, so daß der Typus zu *Cedroxylon* rückte (Kräusel, Jahrb. Pr. Geol. L. A. 28, II, 1/2, 1919, S. 229).

ich über diese Zuwachszonenfragen sprach, in stärkerem Maße nur durch den Anstoß von periodischen Temperaturschwankungen ausgeprägt hervortreten, und meistens sind ja im Regenwalde diese Zuwachszonen im Stamme schwächer angedeutet. Bei diesen laubwechselnden Laubhölzern ist aber insbesondere noch die andere Möglichkeit des Anstoßes der Zuwachszonenbildung in Frage zu ziehen, die in dem Wechsel von Regen- und Trockenzeit beruht. Bei Gewächsen mit persistierenden Blättern scheint auch bei sonst gleichbleibender Temperatur für die Zuwachszonenbildung, soviel ich aus der Literatur habe entnehmen können, eine geringere Ausprägung anzunehmen zu sein. Es war daher vollständig verfehlt, von Seiten Antevs[1]) unter Herbeiziehung einer Unmasse von Literatur das ganze dikotyle Gehölz in seiner Polemik gegen meine Auffassung heranzuziehen. Ich stimme mit ihm vollständig darin überein, daß bei einer großen oder wohl der größten Anzahl der heutigen Pflanzen und besonders der geologisch jüngsten Pflanzen, eben der Laubhölzer die Frage der Ausbildung der Zuwachszonen jetzt in erster Linie auf Erblichkeit oder spezifische Anlagen zurückgeht. Man kann jedoch das gesamte fossile Material und insbesondere die paläozoischen Stämme nicht in Bausch und Bogen nach den Befunden an diesen geologisch jungen Stämmen beurteilen, deren Vorfahren schon im Tertiär und zum Teil in der Kreide unter der Einwirkung stark periodisierter Klimate standen und bei denen demgemäß meistens diese lange Eingewöhnung in eine bestimmte Richtung die stärkere oder schwächere Zuwachszonenbildung im Organismus fixiert hat, sie zu einem Organisationsmerkmal gemacht hat, das kaum oder nur ausnahmsweise in kurzen Zeiträumen, wie sie bei Experimenten zur Verfügung stehen, überwunden werden kann. Eine ganze Reihe von Paläobotanikern sind daher trotz Antevs kategorischer Verurteilung der Benutzung der Zuwachszonenfrage in klimatischen Fragen ihm nicht gefolgt, und unter Anwendung nötiger Kautelen und unter Berücksichtigung sonstiger sich bietender Indizien (paläogeographische, biologische usw.) muß auch heute noch ihr Wert in der Beurteilung solcher Fragen, den Unger schon ganz richtig erkannt hatte, anerkannt werden. Dies um so mehr, als wie wir sehen werden, die aus anderen paläobotanischen Daten gewonnenen Befunde sich mit dem, was uns die Zuwachs-

[1]) Dasselbe gilt für Frl. E. Mohr 1922.

zonenbildung über paläoklimatische Verhältnisse lehrt, im ganzen decken. Es wäre natürlich falsch und einseitig, die Frage etwa nur von dieser einen Seite anzupacken, und wir haben ja bereits gesehen bezw. werden weiter sehen, daß eine ganze Anzahl anderer Daten und Befunde in der gleichen Richtung sprechen. Mit dieser Formulierung dürfte sich auch wohl Frentzen einverstanden erklären, dem mein Standpunkt zu weit ging (1923, S. 9).

Literatur

Antevs, E., Das Fehlen und Vorkommen der Jahresringe usw. (Geol. Fören. Förhdl. 1916, S. 211 ff.). — Progressus rei Botan. 5, 1917, S. 285 ff. Dort sehr ausführliche Literatur.

Kidston, R., u. Lang, W. H., Palaeopitys Milleri. Transact. Roy. Soc. 53, II, 1923, S. 62.

Elkins, M. G., u. Wieland, G. R., Cordaitean wood from the Indiana Blackshale. Amer. Journ. Sci. 38, 1914, S. 65 ff.

Mohr, E., Der Wert der Zuwachszonen bei tropischen Tieren und Pflanzen usw. Centralbl. Min. usw. 1922, S. 634 ff.

Frentzen, K., Beitr. Kenntnis foss. Flora südwestlichen Deutschlands. Jahresb. oberrh. geol. Verein. N. F. 12, 1923, S. 9 ff.

Gothan, W., Die Frage der Klimadifferenzierung im Jura usw. Jahrb. Preuß. Geol. L. A. 29, II, 1908, S. 220.

5. Pflanzengeographie und Klima

Ein Punkt, der zwar von der Forschung schon häufig zur Beurteilung paläoklimatischer Fragen mit herangezogen worden ist, aber noch nicht genügende Auswertung erfahren zu haben scheint, ist die Verbreitung der Pflanzen in den früheren geologischen Perioden oder die Pflanzengeographie der Vorzeit[1]). Wenn wir hier sagen, daß die uns bekannten Verhältnisse der ehemaligen Pflanzenverbreitung nicht vollständig ausgewertet worden sind, so bezieht sich das darauf, daß z. B. Verfasser selbst in dem Lehrbuch der Palaeobotanik 1921, S. 476 „klimatische Schlüsse" zwar gezogen hat, die Konsequenzen jedoch nicht mit genügend dürren Worten hingesetzt hat, so daß, wenn man will, sich der Leser diese selbst erst zwischen den Zeilen herauslesen muß. Eine neuere Schrift von Knowlton (1919) spricht sich zwar unumwundener in dieser Beziehung aus, sucht aber ihrerseits außer nach der Erkenntnis des tatsächlich zu Erfassenden noch nach hypothetischen

[1]) In neuerer Zeit hat Irmscher einen Vorstoß dieser Art unternommen, allerdings mit einem Spezialzweck.

Erklärungen der allerdings mehr als merkwürdigen und, wenn man will, unerwünschten Ergebnisse für das irdische Klima in gewissen Perioden. Entsprechend unseren Grundsätzen, die wir in dem Vorwort entwickelt hatten, wollen wir uns in dem Buch vor reiner Hypothese hüten und bloß das erfaßbare Tatsachenmaterial mit seinen unvermeidlichen Konsequenzen beschreiben, da wir ein Darüberhinausgehen für wissenschaftlich unfruchtbar halten. Man muß sich an dem Gewonnenen genügen und sich nicht verführen lassen, sich in das Gebiet der blassen Hypothese zu begeben, die doch, wie in dem Knowltonschen Falle, ihrerseits nicht befriedigen kann. Er kommt schließlich, um die paläothermalen Anomalien, insbesondere die Gleichförmigkeit des Klimas in den älteren geologischen Perioden (bis zum älteren Tertiär hinauf etwa) zu erklären, zu der Annahme, daß die innere Erdwärme bis dahin noch eine bedeutende Rolle in der Erwärmung der Erdoberfläche gespielt habe, daß anderseits die Einwirkungen der Insolation durch einen dichten Wolkenschleier aufgehoben oder stark gemildert worden seien. Wie gesagt, halten wir solche rein hypothetischen Überlegungen für nutzlos und unfruchtbar. Sie haben zugleich das Gefährliche an sich, daß sie leicht in Lehrbücher oder gar populäre Schriften übergehen, wo sie dann bei ihrer zum Teil grotesken Natur im Gedächtnis des Lesers mehr als erwünscht haften bleiben und der naturwissenschaftlichen Bildung mehr schaden als nützen (s. auch Kap. 6 u. 7). Wie wir im Vorwort sagten, ist es bisher noch nicht einmal irgendwie genügend gelungen, die jüngste Abkühlung, die vom jüngeren oder älteren Tertiär fortschreitend schließlich in der Eiszeit gipfelte, irgendwie plausibel zu machen oder gar zu erklären. Ebenso wenig ist man bisher in der Lage gewesen, das Lößphänomen irgendwie zu erklären, worauf noch Keilhack vor einiger Zeit wieder hingewiesen hat. Wenn wir so wenig zurückliegende thermale u. a. Anomalien, in deren Schatten wir gewissermaßen noch leben, nicht verstehen oder „erklären" können, so ist es hoffnungslos, in weit älteren geologischen Formationen, wie im Mesozoikum und Paläozoikum, die in die Erscheinung tretenden Anomalien erklären zu wollen. Ich halte es für besonders nötig, diese Begrenzung unseres, wenn man so sagen darf, Erkenntniswillens, hier und sonst wiederholt zu betonen, weil gerade in der heutigen Zeit auch die Naturwissenschaftler eine außerordentlich starke Hinneigung zum Hypothetischen und rein Glaubensmäßigen erkennen lassen, was sich allgemein be-

sonders in der geradezu beängstigenden Ausbreitung des Okkultismus und anderer metaphysischer „Wissenschaften", aber auch in den Entgleisungen und Haltlosigkeiten auf dem Gebiete der Kunst und Wissenschaft zu erkennen gibt.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu unserem Thema zurück, so hätten wir in diesem Abschnitt kurz zu betrachten, ob sich durch Betrachtung der Verbreitung der Pflanzen für die paläobiologischen, in erster Linie für die paläoklimatischen Fragen etwas gewinnen läßt. Dies ist zweifellos der Fall. Gehen wir von der heutigen Verbreitung der Pflanzenwelt aus, so können wir diese mit derjenigen im Tertiär (besonders im jüngeren) noch ganz leidlich in Verbindung bringen. Wenn uns auch in der Tertiärflora in erster Linie die Reste von Holzgewächsen und wasserbewohnenden Gewächsen und ferner fast nur solche einigermaßen feuchter Klimate erhalten geblieben sind, so lassen sich diese doch großenteils ziemlich leicht mit heute noch lebenden Gattungen und Arten in Verbindung bringen und ihre Vegetationsbedingungen rekonstruieren. Auch ohne daß uns die zahllosen krautigen Gewächse dieser Formation in größerer Menge konserviert worden sind, können wir oft aus dem Erhaltenen ein paläobiologisches Bild der Vegetation entwerfen. Pflanzengeographisch zeigt sich zunächst, daß die Pflanzenverteilung, wie wir sie heute haben, im großen und ganzen im Tertiär — wenigstens im späteren Tertiär — bereits vorgebildet gewesen ist und dies anscheinend sowohl auf der Süd- als auf der Nordhemisphäre. Es hätten, wenn wir die von Heer als Miozän bewerteten arktischen Tertiärfloren als Alttertiär ansehen, schon im älteren Tertiär zonale Gliederungen der Pflanzenwelt um die Pole herum bestanden, wobei noch zu bemerken ist, daß dem Anschein nach gemäß den Funden in der Antarktis die Sache auf der Südhemisphäre ebenso war. Diese zonale Gliederung spricht sich sehr deutlich aus, wenn man bemerkt, daß z. B. mindestens noch im Oligozän — auch im Miozän, besonders im unteren Miozän fehlten sie noch nicht — der älteren Braunkohlenformation in unseren Breiten Palmen noch gewöhnliche Erscheinungen waren, während im hohen Norden eine etwa gleichzeitige Flora etwa den Charakter unserer Miozänflora getragen hätte, also den unserer jüngeren Braunkohlenformation oder wie die des Grinnellandes einen mehr pliozänen. Die zunehmende von Norden her fortschreitende Abkühlung macht sich in unseren Tertiärfloren sehr bemerkbar durch das fortdauernde Aussterben zunächst

der tropischen Elemente und später der in unserer Tertiärflora so charakteristischen nordamerikanisch-asiatischen Formen und schließlich durch die Verarmung der Flora überhaupt. Außerordentlich störend hat dann auf die Zusammensetzung der Flora die als Gipfelpunkt der Abkühlung „hereinbrechende" Eiszeit gewirkt, die schließlich einen großen Teil oder fast alle der genannten Formen bei uns zum Aussterben brachte und auf diese Weise das jetzt so gegensätzliche Bild zwischen den nordamerikanisch-ostasiatischen einerseits und der mitteleuropäischen Flora anderseits schuf. Der Eindruck der zonalen pflanzengeographischen Gliederung, den man demnach im Tertiär der Nordhemisphäre zweifellos hat, ergibt sich in ähnlicher Weise bei Betrachtung der Verhältnisse auf der Südhemisphäre, wenigstens passen sich die wenigen Beobachtungen, die man aus antarktischen Gebieten in dieser Richtung hat, durchaus dem Bilde ein, das man von einer zonalen Gliederung der Flora im Tertiär auf der Südhemisphäre fordern muß. Infolge der überaus geringen Landmassen auf der zum allergrößten Teil wasserbedeckten Südhalbkugel beschränken sich tertiäre Pflanzenfunde in erster Linie auf das südamerikanisch-antarktische Gebiet, wo die von den Schweden auf der Seymour-Insel gesammelten und von Dusén bearbeiteten Pflanzenreste aus ca. 64° südlicher Breite bekannt sind. Dazu treten noch einige Funde von den Kerguelen-Inseln, und möglicherweise sind noch welche vom südlichen Neuseeland zu erwarten, das allerdings schon in Breiten liegt, die außerhalb der Antarktis fallen. In erster Linie interessieren hier also die von Dusén beschriebenen Pflanzenreste von der Seymour-Insel, die sich nach dem Verfasser, der als Kenner der südamerikanischen Flora besonders berufen war, diese Pflanzenreste zu bearbeiten, fast ganz allein aus Elementen der südamerikanischen heutigen Flora zusammensetzen, und zwar sind zwei Florentypen vorhanden, nämlich erstens mesotherme und zweitens temperierte Florenelemente. Daß diese dort durcheinander gefunden wurden, liegt nach Duséns Annahme an einer Zusammenschwemmung einer höher gelegenen und einer Flachlandsflora. Nur ein einziges Florenelement zeigte Beziehungen zu der australischen Flora, deren Beziehungen zu der kapländischen und südamerikanischen Flora ja heute noch bekannt sind. In ähnlichem Sinne sprechen die weiter nördlich gefundenen tertiären Pflanzenreste von Punta Arenas an der Magelhaes-Straße, zu denen schließlich noch einige posttertiäre (präglaziale?) Holzreste von den Falklandsinseln kommen, die nach

Halle und nach des Verfassers Untersuchungen ebenfalls enge Beziehungen zu südamerikanischen heutigen Nadelbäumen zu zeigen scheinen. Pflanzengeograpisch überaus wichtig ist der Fund von Araukarienhölzern auf den Kerguelen-Inseln, der schon Göppert bekannt war. Durch diesen wird das Bild der zirkumpolaren Verbreitung der Araukarien, wie man es aus deren heutigem Vorkommen in Australien, Polynesien bekommt, vervollständigt und bestätigt. Dies würde zweifellos sich auch noch bei Bearbeitung bezw. Auffindung von weiteren Tertiärfloren auf Inseln des antarktischen Gebietes ergeben; indes ist die Hoffnung auf solche Funde wohl ziemlich gering anzuschlagen.

Alles in allem macht sowohl die Tertiärflora der Nordhemisphäre als auch diejenige der Südhemisphäre den Eindruck eines Vordringens von polnahe gelegenen Gegenden aus, mit anderen Worten eines zirkumpolaren Ursprungs, was Engler bereits viel früher für die Nordhemisphäre durch die Einführung des Begriffs des arktotertiären Florenelements ausgesprochen hatte. Wir werden sehen, daß die Frage eines zirkumpolaren Ursprungs auch in viel älteren geologischen Zeiten speziell für die Pflanzen wieder auftaucht und sich bis zu einem gewissen Grade ebenfalls wahrscheinlich machen läßt.

Gehen wir mit unseren Betrachtungen in die Kreideformation hinunter, so haben wir in dieser aus zahllosen Gebieten wenigstens der Nordhemisphäre und zwar sowohl der mittleren als der niederen Breiten aus älteren und jüngeren Kreideschichten genügend Funde zu verzeichnen. Leider reicht nach allgemeiner Überzeugung, wie erst kürzlich Berry wieder hervorhob, die Kenntnis insbesondere der jüngeren Kreideflora, die etwa seit dem Gault-Cenoman zu rechnen ist, mit ihren vielen in der Deutung problematisch bleibenden Blattresten nicht aus, um fruchtbare und genügend fundierte pflanzengeographische Betrachtungen anzustellen. Eins läßt sich jedoch mit Bestimmtheit sagen, was uns in ähnlicher Form bereits bei den Tertiärfloren begegnet ist und nun weiterhin bei Betrachtung der älteren im Grunde genommen dasselbe Problem bleibt: nämlich die von den heutigen Verhältnissen aus gesehen unverständlich günstige klimatische Lage der Polargebiete in früheren Zeiten. Denn selbst wenn wir, wie wir es im vorigen andeuteten, für die von Heer als Miozän angenommenen Fundstätten ein höheres, etwa alttertiäres Alter annehmen, so bleibt doch die Tatsache der Möglichkeit der Existenz zahlreicher für unsere Verhältnisse sogar

im heutigen Deutschland empfindlichen Gewächse in so großer Polnähe eine vollkommene Unverständlichkeit. Noch schärfer zeigt sich, wie angedeutet, dieses Problem bei Betrachtung noch älterer Floren. Mag man auch den Bestimmungen vieler Pflanzenreste aus der grönländischen Kreide mit einiger Vorsicht gegenüberstehen, so sind doch viele Funde (wie der von Nathorst beschriebene Brotfruchtbaumrest *Artocarpus*) in keiner Weise anzuzweifeln, und man kommt auf Grund davon und auf Grund des ganzen Florenbildes zu der Annahme eines warmen und feuchten Klimas in diesen Gegenden, das wohl etwas schärfer akzentuierte Klimaperioden gezeigt haben dürfte als die Kreideflora unserer Breiten, aber dennoch im ganzen sicher frostfrei gewesen sein muß.

Hält man des Gegensatzes wegen z. B. die von Schenk beschriebenen, als der oberen Kreide angehörig geltenden Holzreste aus der Libyschen Wüste dagegen, so gewinnt man aus diesen den Eindruck, den Holzgewächse eines tropischen Regenwaldes machen, worauf ich schon früher hinwies. Auf Grund dieser ganz rohen Betrachtung läßt sich vielleicht schon der Eindruck einer gewissen zonalen Gliederung der Kreideflora gewinnen, der verstärkt wird durch die Tatsache des Häufigerwerdens der Abietineen, insbesondere von Arten der Gattung *Pinus* s. str. in der oberen Kreide der mittleren Breiten, in Mitteleuropa. Auch die sich verstärkende Anwesenheit der Protopinaceen in der jüngeren Kreide z. B. Nordamerikas kann in diesem Sinne gedeutet werden. Über diese haben Jeffrey (und Hollick) ausgezeichnete Arbeiten veröffentlicht (Mem. New York Bot. Garden III, 1909 sowie z. B. Proc. Amer. Acad. Arts u. Sciences 48, 13, 1912 und an anderen Orten). Jeffrey und seine Schüler halten diese in holzanatomischer Beziehung vermittelnden Formen allerdings für Angehörige der Araukarieen, die ja für sie von den („älteren") Abietineen abstammen; doch dürfte es im Rahmen des Gesamtbildes wie auch in Rücksicht auf die anatomischen Verhältnisse sehr schwierig sein, sich zu dem Jeffreyschen Standpunkt zu bekennen, wie ich, Kräusel u. a. schon mehrfach dargetan haben.

Über die jüngeren Kreidefloren hat sich Berry ausführlicher geäußert, worauf eben schon hingedeutet wurde. Berry hält den Ursprung der Dikotylen in polnahen Gebieten für denkbar, findet aber bei dem fossilen Material insbesondere sehr störend das Fehlen von Daten dazu aus Asien. Er schreibt indes: „This one conclusion seems warranted, that the origin and initial radiation of

dicotyledonous floras took place somewhere in the great and massed landareas of the northern hemisphere“ (Maryland Geolog. Surv. Upper Cretac. p. 311).

Er spricht dann von der augenscheinlich geringen klimatischen Differenzierung, die in den Floren zum Ausdruck kommt; „in considering the floras as a whole it can only be said that they unmistakably show more uniform climatic conditions than existing floras.“ Man kann sie verfolgen von Grönland bis nach Texas mit anscheinend nur geringeren Änderungen; sie überschreiten den Äquator unverändert in der westlichen und östlichen Hemisphäre. Im allgemeinen bieten sich nur geringe Anzeichen von laubwerfenden Gehölzen; man bemerkt mehr den Charakter heutiger Floren des warmen, gemäßigten Regenwaldtypus, weniger tropisch als die folgenden Eozän- und Oligozänfloren.

Das Problem liegt sonach ähnlich wie in der Juraformation, auf die wir gleich zu sprechen kommen werden. Gewisse zonale klimatische Differenzierungen werden, wie ja auch auf Grund der Faunenverteilung angenommen wird, sicher vorhanden gewesen sein; sie waren jedoch schwach, so daß das äußere Gesicht der erhaltenen Floren im allgemeinen noch große Uniformität zeigt. Begeben wir uns noch eine Stufe tiefer hinab in die noch angiospermenlose Zeit der ältesten Kreide, so gewinnen wir hier ein ähnliches Bild. Wir hatten schon S. 52 davon gesprochen, daß nach den Jahresringverhältnissen zu urteilen, die Hölzer von König Karls-Land und Spitzbergen eine recht scharfe Periodizität im Rhythmus des Wachstums zeigen. Wir können hier hinzufügen, daß noch andere Umstände da sind, die in den bekannt gewordenen Unterkreidefloren des höchsten Nordens unter 78, 79° nördlicher Breite, darauf hinweisen, daß tatsächlich damals eine fühlbare Abkühlung der polnahen Klimate stattgefunden haben muß. Man bemerkt nämlich, daß ein großer Prozentsatz der hochnordischen Koniferenflora unzweifelhafte Verwandtschaft mit den heutigen Abietineen oder Tannengewächsen zeigt, die heute als Charaktergewächse gemäßigter Klimate gelten. Diese Gewächse scheinen um diese Zeit auch schon gewisse Gebiete des mittleren Europa, wenn auch nicht in dem Maßstabe wie im hohen Norden besiedelt zu haben, wie sich besonders aus den neueren Funden und Untersuchungen von Stopes (1915) ergeben hat, die aus dem Vorhandensein zahlreicher Tannengewächse und den Jahresringverhältnissen ein lokal kühleres Klima für die Periode des englischen unteren Grünsands an-

genommen hat. Aber selbst schon im Wealden machen sich z. B. in Belgien und auch in England bedeutend mehr derartige Formen breit als unsere Wealdenflora zeigt. Von großem Interesse für die Beurteilung des Klimas in der ältesten Kreidezeit ist eine zweite Flora in Grönland, die im allgemeinen als etwa von Neokomalter angesehen wird. Es ist die bekannte Flora von Kome, die mit ihrem reichen Gehalt an Gleichenien, Koniferen, Cykadeen (und den ersten Funden der Gattung *Populus*) etwa auf ein Klima von floridanischem Charakter schließen läßt. Besonders die Gleichenien, heute noch bekannte, förmliche Dickichte bildende Kletterfarne, reden eine deutliche Sprache. Es ist allerdings zu bedenken, daß diese Flora fast 10 Breitengrade südlicher liegt als die auf Spitzbergen und König-Karls-Land gefundenen Holz- und Nadelreste, zu denen sich übrigens noch ganz ähnliche von der Insel Kotelny der neusibirischen Inseln und von Franz-Josephs-Land gesellen. Bemerkenswert ist ferner, daß Nathorst bereits im Jahre 1897 (a. a. O. S. 74) in seiner Bearbeitung der Spitzbergener Jura-Altkreidepflanzen seinerseits darauf hingewiesen hat, daß ihm die Flora gegenüber z. B. der jurassischen Spitzbergener sowohl wie den grönländischen Funden außerordentlich verarmt vorkäme, und er hat schon damals die Möglichkeit in die Wagschale geworfen, daß man dies im Sinne der Ausbildung eines kühleren Gebietes am Polargebiet auffassen könnte.

Er sagt von der oberen Juraflora — Alt-Kreideflora —: „In pflanzengeographischer Hinsicht ist vor allem die Abwesenheit der Cycadales bemerkenswert. Weder an der Festung noch an der Adventsbay sind Reste davon gefunden worden, und ich bemerke hier dazu, daß ich in den von Nansen mitgebrachten Sammlungen von Franz-Joseph-Land nur ein einziges Fragment einer zu den Cycadales gehörenden zwerghaften Pflanze gefunden habe. Die Cycadales sind im mittleren Jura Spitzbergens reichlicher vertreten, doch ist es eigentlich die zweifelhafte Gattung *Podozamites*, welche häufig ist, während die übrigen Reste dieser Klasse spärlicher auftreten. Die Cycadales scheinen deshalb, nach den jetzigen Materialien zu urteilen, während der jüngeren Jurazeit in diesen Breiten verschwunden zu sein oder abgenommen zu haben. Doch dürfte es am klügsten sein, nicht zu weit gehende Schlußfolgerungen aus diesem Umstand zu ziehen. Derselbe kann zufällig sein“ usw.

Er sagt dann am Schluß der weiteren Ausführungen: „Soll dies eine Andeutung von klimatologischen Verschiedenheiten sein,

oder ist es nur zufällig, auf den mangelhaften Materialien beruhend!“ Inzwischen haben die ähnlichen Verhältnisse auf der Insel Kotelny, die Untersuchung der fossilen Hölzer von Spitzbergen und König-Karls-Land den Eindruck in dem von Nathorst betonten Sinne verstärkt, und er würde sich wohl, wenn er dies damals schon gewußt hätte, weniger vorsichtig ausgedrückt haben, wie aus späteren Äußerungen seinerseits hervorgeht (1911).

Übergehen wir hier weitere Einzelheiten und werfen wir einen kurzen Blick auf die Verhältnisse, die etwa die mittlere Juraflora pflanzengeographisch bietet. Wir greifen gerade diese heraus, weil eben aus dieser Formation und auch dem Lias, dem älteren Jura, von einer Unzahl von Punkten der Erdoberfläche in den verschiedensten Gegenden zum Teil sogar sehr reichliche Pflanzenreste bekannt geworden sind. Altberühmt sind die Fundstätten der Oolithflora von Yorkshire (Whitby usw.), ferner die ostsibirischen Fundpunkte, deren geologisches Alter aber wohl noch nicht genau feststeht. Dazu kommen, wenn wir in bezug auf unsere Frage die Unter- und Mitteljuraflora zusammennehmen, noch u. a. Funde aus Frankreich, Deutschland, Rußland, China, Japan, Ostindien, Australien, Antarktis, Nordamerika usw. Man kann nicht sagen, daß an irgend einem dieser Fundpunkte, ob derselbe nun in heute tropischen Gebieten in gemäßigten oder im arktischen und im antarktischen Gebiete liegt, irgend eine Flora ein nennenswert anderes Gesicht als die der anderen Fundpunkte zeigt. Dies ist natürlich nicht so zu verstehen, daß man überall dieselben Arten und Gattungen erwarten soll oder nachgewiesen hat, sondern für uns wesentlich ist, daß all diese Lokalfloren ökologisch und physiognomisch denselben Typus zeigen. Niemals ist dieses Verhältnis eindrücklicher zum Bewußtsein gekommen, als bei der Bearbeitung der von den Schweden heimgebrachten Flora von Grahamsland (Antarktis von Südamerika, 64° südlicher Breite), von der Halle sagte, sie könnte im ganzen beinahe ebensogut an der Yorkshire-Küste gefunden sein. Es soll hiermit keineswegs geleugnet werden, daß nicht etwa in der Juraflora ebenfalls gewisse regionale pflanzengeographische Differenzierungen bestanden haben, wie solche auch z. B. für die Ginkgobäume, ferner für die Vorfahren der Matonia und Dipterisfarne tatsächlich bestanden zu haben scheinen[1]). Es werden sogar in dieser Beziehung noch

[1]) Vgl. Seward, Quart. Journ. Geol. Soc. 59, 1903, S. 230. Er macht dort auf die große Dürftigkeit der sonst im ostasiatischen Jura so häufigen Ginkgophyten im ost-

mehr Differenzierungen vorhanden gewesen sein, als wir jemals werden übersehen können, zumal ja auch diese Jurafloren offenbar nur Flachlandsfloren waren. Das Problem, das sich als Kern für uns aus diesen Tatsachen der Florenverbreitung und der Florenhomogenität ergibt, ist eben, daß damals an den verschiedensten Punkten der Erdoberfläche vom hohen Norden über äquatornahe Gebiete bis nach dem fernsten Süden mehr oder weniger ähnliche gleichförmige Vegetationsbedingungen bestanden haben, wenigstens an den Stellen, von denen wir die Pflanzenreste kennen, in den Flachlandsgebieten. So fremdartig das Resultat ist, zu dem wir mit diesem Schlusse gelangen, so ist eine solche Schlußfolgerung doch unausweichlich. Wir müssen uns, wie ich schon früher, wenn auch mit weniger starkem Nachdruck betont habe, nicht nur zu der Vorstellung bequemen, sondern kurz gesagt, mit der Tatsache abfinden, daß zonale klimatische Gliederungen auch um diese Zeit auf der Erdoberfläche in viel untergeordneterem Grade vorhanden gewesen sein können als heute. Nur so ist es verständlich, daß ökologisch und physiognomisch gleichwertige Floren sich über so entfernte Punkte der Erdoberfläche verbreitet zeigen können. Unausweichlich ist auch die weitere Folgerung, die ein aufmerksamer Leser wohl aus den vorhergehenden Betrachtungen über die tertiäre und Kreideflora hat ziehen können, daß die Polarkalotten damals kaum vereist waren[1]).

Dasselbe Problem kehrt, wenn auch in etwas modifizierter Form, auch in den älteren Formationen wieder, und schon bei

---

indischen Postgondwana aufmerksam. Über die Verbreitung der Formen der Matoniaceen, ferner *Dictyophyllum*, *Clathropteris* usw. s. Gothan, Lehrb. d. Palaeobotanik, 1921, S. 48. Bemerkenswert ist das Fehlen dieser Gruppen im Jura der Amurländer, wogegen sie in China häufig waren. Auch in den Vereinigten Staaten ist von den sogenannten Dipteridinen kaum etwas gefunden worden (außer im Kohlenkeuper von Virginia, also präjurassisch). Mit „Klimazonen" haben diese Verhältnisse aber nichts zu tun.

[1]) Kerner v. Marilaun (Verh. zool. bot. Ges. Wien 1922, 72, S. 150) betont, daß man „mit der Tatsache früheren üppigen Pflanzenwachstums in der Arktis die Vorstellung von dauernd eisfrei gewesenen Polarkappen nicht untrennbar verknüpfen muß. Das Vorkommen fossiler Holzgewächse an der Westküste Grönlands schließt noch nicht die Annahme früherer Urwaldbedeckung dieses ganzen Polarlandes in sich." Kerner meint weiter, daß man nicht beweisen und widerlegen kann, ob sich unter dem jetzigen Eismantel Inner-Grönlands noch Ablagerungen mit ehemaligen Floren finden oder nicht. Das ist sicher richtig; es ist jedoch im Hinblick auf die gesamten fossilen Pflanzenfunde in der Arktis nicht nur im Tertiär, sondern auch in den anderen geologischen Perioden außerordentlich schwierig, sich solche im Rahmen der heutigen als Anomalien

der Betrachtung der oberdevonischen Floren, von denen zwei Fundpunkte, nämlich auf der Bäreninsel und auf Ellesmereland, in polnahen Gebieten liegen, kann man sich desselben Eindrucks nicht erwehren. Zusammenfassend können wir kurz sagen, die Betrachtung der pflanzengeographischen Verhältnisse der Vorwelt gibt uns in der Tat auch Hinweise, ob und wann wir regionale oder zonale Klimadifferenzierungen auf der Erde anzunehmen berechtigt sind. Die Beschaffenheit und Physiognomie der Lokalfloren selber gibt uns an, unter was für einem Klima etwa wir uns die einzelne Flora gedeihend vorstellen können.

Von manchen, denen die eben erreichten Schlußfolgerungen, sei es etwas zu kraß, sei es zu unbequem sind, wird versucht, die von den Pflanzen gewonnenen, unter Anwendung aller Kautelen gezogenen Schlußfolgerungen wenigstens bis zu gewissem Grade zu diskreditieren. Man erklärt die Vorstellung, daß auf der Erdoberfläche unter den heutigen Verhältnissen, d. h. bei der heutigen Neigung der Erdachse gegen die Ekliptik keine Klimazonen vorhanden gewesen seien, sei absurd und unvorstellbar. Wenn aber die Betrachtung der Pflanzenreste oder der Fossilien überhaupt — die Tierreste sind hier allerdings weniger maßgebend — zu einer solchen Schlußfolgerung führte, so könnte dies nur so verstanden werden, daß die Pflanzen in früheren Perioden ein viel größeres Anpassungsvermögen an verschiedene Klimate, eine viel größere Unempfindlichkeit gegen Wärme und Kälte besaßen als heute. Es ist aber unzulässig, und unlogisch und auch unmöglich, mit Hilfe einer Hypothese, denn weiter ist die Annahme dieser Autoren natürlich nichts, die Ergebnisse von Schlußfolgerungen umzustoßen, die unter Anwendung aller von der heutigen Flora gewinnbaren Daten aus den Verhältnissen der fossilen abgezogen sind. Wir brauchen nur auf die zu diesem Zwecke gemachten Auseinandersetzungen in Kapitel 3 hinzuweisen, wo wir betont hatten, daß bereits in den ältesten Perioden, in denen wir in die äußeren und anatomischen Eigentümlichkeiten der betreffenden Pflanzen und damit auch in ihre physiologischen Bedürfnisse hineinleuchten konnten, es sich zeigt, daß es ganz unmöglich ist, diese Pflanzen mit anderem Maße zu messen, als die entsprechenden heutigen, wenn

anzusehende Verhältnisse allgemeiner vorzustellen, wie man sie an einigen Stellen (s. vorn) gefunden hat, wo in der Nähe einer bedeutenden Gletscherbildung üppige Waldfloren existieren. In der Arktis fallen Vergletscherungen ja wegen der eigenartigen Insolationsverhältnisse besonders erschwerend für die Pflanzenwelt ins Gewicht.

man sich nicht auf das Gebiet absoluter Hypothese und reiner Willkürlichkeit begeben will. Es ist zweifellos, daß diese Forscher recht haben, wenn sie erklären, daß die Verhältnisse, zu denen die Betrachtung der fossilen Pflanzenwelt führt, für uns schwer vorstellbar sind. Das beweist aber in diesem Falle nichts für die Unrichtigkeit dieser Resultate. Wenn wir bloß darnach urteilen wollen, ob wir uns etwas vorstellen können oder nicht, dürften wir auch in bezug auf die letzte Eiszeit, in der wir gewissermaßen noch mit einem Fuß darin stehen, zu keinem befriedigenden Verständnis gelangen. Denn bisher haben wir als Erklärungen für den Eintritt einer derartig ausgedehnten Kälteperiode nur Hypothesen oder Gedanken, die von der Tatsächlichkeit vielleicht noch sehr weit entfernt sind.

Auf die großen Schwierigkeiten der Klärung paläoklimatischer Fragen hat vor kurzem in launig-eigenartiger Weise Kerner ebenfalls aufmerksam gemacht. Sie brauchen jedoch die Forschung nicht entmutigen und sollen dies auch nicht (Mitt. Geol. Ges. Wien 1920, S. 96).

Am Schluß dieses Abschnittes möchte ich noch darauf hinweisen, daß die leicht aufkommende Meinung, daß etwa — sagen wir — seit dem jüngeren Paläozoikum oder vielleicht seit der Juraformation, an deren Ende sich in der Pflanzenwelt der Arktis eine Abkühlung bemerkbar macht, eine gleichmäßig fortschreitende Abkühlung (bis zur letzten Vereisung) vorzustellen sei. Dies ist natürlich nicht der Fall. Es handelt sich nicht um einen so gleichmäßig fortlaufenden Prozeß, was ja auch regional wegen der Veränderungen in Land- und Meeresbedeckung nicht der Fall gewesen sein kann. Regional haben Abkühlungen gewisser Gebiete, stärkere Erwärmung oder klimatische Milderungen in anderen stattgefunden, Einzelheiten, die man oft in dem Verhalten der fossilen Lebewelt spürt. Beispiele dafür sind die Annahme einer Abkühlung im Lower-Greensand Englands durch Stopes (1915, Catalogue cretaceous flora II, British Museum), durch Pia auf Grund der Dasycladeenstudien, von denen im vorigen die Rede war, die permische und algonkische Vereisung u. a.

Literatur

Nathorst, Fossil plants from Franz-Josephs-Land. Scient. Res. Norw. North Pol. Exped. 1893—96, III. 1899.

Nathorst, Über Trias- und Jurapflanzen von der Insel Kotelny. Mém. Ac. Sci. Petersburg, 8, 21, Nr. 2. 1907.

Halle, Th. G., The mesozoic flora of Graham Land. Wiss. Erg. schwed. Südpol. Exped. 1901—03, III, 14, 1913.

Dusén, P., Über die tertiäre Flora der Magellansländer. Svensk. Exp. till Magellansländ. 1, 4, 1899.

Dusén, P., Die tertiäre Flora der Seymour-Insel. Wiss. Erg. schwed. Südpol-Exp. 1901—03, III, 3, 1908.

Knowlton, F. H., Evolution of geologic climates. Bull. Geol. Soc. America, 30, 1919, S. 499 ff.

Berry, E. W., The upper cretaceous floras of the world. Maryland Geol. Surv. Upper Cretac. 1916, S. 183 ff.

Nathorst, A. G., Über die Reste eines Brotfruchtbaumes, *Artocarpus Dicksoni*, aus den cenomanen Kreideablagerungen Grönlands. Kongl. Svensk. Vetensk. Ak. Handl. 24, 1, 1890.

Nathorst, A. G., Zur mesozoischen Flora Spitzbergens. Kongl. Svensk. Vetensk. Ak. Handl. 30, 1, 1897.

Nathorst, A. G., Fossil floras of the arctic regions as evidence of geologic climates. Geol. Mag. V, 8, 1911, S. 217 (auch in Compt. Rend. 11. Intern. Geologen-Kongr. Stockholm, 1911).

Gothan, W., Die fossilen Hölzer von König-Karls-Land. Kongl. Svensk. Vetensk. Ak. Handl. 42, 10, 1907. — Die fossilen Holzreste von Spitzbergen. Ebenda, 45, 8, 1910.

Hartz, N., Planteforsteningar fra Cap Stewart in Østgrønland. Medd. om Grønland XIX, 1896, 8.

Ultra posse nemo obligatur.

6. Polverschiebungen und fossile Flora

Es ist nicht zu leugnen, daß es einst die Paläobotanik war, die den Anschauungen der Polwanderungen einen gewissen Vorschub leistete. Kein Geringerer als der unvergeßliche, vorsichtige A. G. Nathorst hat mit dieser Möglichkeit in Anbetracht von Untersuchungen der japanischen Tertiärflora gerechnet. Neumayr hatte in seiner Erdgeschichte geäußert, wenn man sich „den Nordpol im Meridian von Ferro um 10° gegen das nordöstliche Asien hin verschoben denkt, dadurch allerdings eine weniger abnorme Gruppierung (der fossilen Floren) erzielt würde". „Bei einer solchen Lage des Poles würde keine der Pflanzenfundstellen nördlicher als 73° liegen; es würde sich erklären, warum die Fundorte in Alaska, Sachalin usw. ein verhältnismäßig entschieden nordischeres Gepräge tragen als diejenigen auf Spitzbergen und Grönland. Ebenso würde sich damit gut in Einklang bringen lassen, daß im Pliozän Japans die Pflanzen einem kühleren Klima entsprechen als heute."

Nathorst schreibt in seiner Abhandlung: Zur fossilen Flora Japans (1888, S. 53) folgendes (Auszug):

„Als Neumayr obiges schrieb, wußte man noch nicht, welche Resultate sich aus der Untersuchung der vorpliozänen Flora Japans ergeben würden. Nachdem wir dieselben aber kennen gelernt haben, dürfte es richtiger sein, die gedachte Verschiebung etwas mehr in die Nähe des japanisch-grönländischen Meridians zu verlegen, da Japan für das relativ kälteste, Grönland für das relativ wärmste Klima spricht. Eine Verschiebung von 10° scheint daher nicht hinzureichen, und wir nehmen versuchsweise eine solche von 20° an, d. h. wir denken uns, daß der tertiäre vorpliozäne Pol seine Lage im nördlichen Asien etwa unter dem jetzigen 70.° n. Br. und 120° östlich von Greenwich gehabt hat. Wir würden dann einer fossilen Flora, die als tertiär angesprochen worden ist, schon unter 85° an der Lena begegnen. Dies ist die Flora von Tschirimyi-Kaja, welche Heer im 5. Bande seiner Flora fossilis arctica beschrieben hat. Dieselbe enthält ein winziges *Asplenium*, eine neue Art *Ginkgo*, *Taxodium distichum*, *T. Tinajorum*; eine neue Spezies mit auffallend kleinen Blättern, welche Heer *T. gracile* genannt hat, usw. Wenn diese Flora in der Tat miozän ist (was indessen nicht sicher ist), so könnte die Kleinheit der Blätter vielleicht durch die Nähe des angenommenen Poles erklärt werden. Dann würde unter mehr als 80° n. Br. die Flora der Neusibirischen Inseln begegnen (die Flora von Simonowa läßt Nathorst hier aus, da sie ihm möglicherweise als kretazisch oder eozän erscheint), welche etwa dieselbe Lage im Verhältnis zum angenommenen Pole haben würde, wie sie die Fundstätte auf Grinnelland zum gegenwärtigen Pole hat.“ (Die Flora der Neusibirischen Inseln war damals noch nicht bekannt, nach Schmalhausen [1890] enthält sie *Sequoia Langsdorfi*, *Taxodium distichum*, *Populus arctica* und *P. Richardsoni*, wie andere arktische Tertiärfloren, neben einem Farn, *Glyptostrobus* cf. *Ungeri*, *Pinus*-Nadeln u. a.; die fossilen Hölzer sind *Cupressinoxyla* von *Juniperus*-Art und *Pinus* (*Larix*) *arctica*.)

„Dann kommt die Flora von Kamtschatka unter ungefähr 68—69° mit ihren Arten der gemäßigten Zone, und die Flora der Bureja im Amurlande unter etwa 68° mit *Taxodium distichum*, *Populus arctica* usw. Weiter hätten wir die Flora der Insel Sachalin unter etwa 67° n. Br. Außerhalb des Polarkreises folgen alsdann die Tertiärfloren von Spitzbergen (64—65° n. Br.), die von

Grinnelland (etwa 62° n. Br.), die neuerdings von Schmalhausen beschriebene des Buchtormatales am Fuße des Altai usw."

„Dann folgen die fossilen Floren Nord- und Mittel-Japans (58—57° n. Br.), die Flora der Kirgisensteppe, dann die Floren von Alaska (54° n. Br.) und vom Mackenzie. Weiter hätten wir die fossilen Floren von Grönland (51—53° n. Br.) und Island (49—51° n. Br.), dann die baltische fossile Flora (47—48° n. Br.) und endlich die vielen fossilen Floren des übrigen Europa, von denen jene der Schweiz etwa unter 36° n. Br. gelegen sein würde."

„Auf diese Weise würde die Beschaffenheit der fossilen Floren in vollstem Einklange mit ihrer Lage zu dem angenommenen Pole stehen. Kleine Unterschiede dürfen dabei nicht auffallen, da eine vollkommene Gleichzeitigkeit aller Floren natürlich nicht anzunehmen ist. Jedenfalls würden aber diejenigen Floren, welche immergrüne Bäume besessen haben, alle außerhalb des Polarkreises zu liegen kommen."

„Neumayr hat die merkwürdige Tatsache hervorgehoben, daß die miozänen und eozänen Mollusken Chiles unter etwa 35° n. Br. nach Philippis Untersuchungen keine Formen enthalten, welche den Schluß auf ein wärmeres Klima als das heutige gestatten. Es ist aber gewiß eigentümlich, daß diese Tatsache in vollständigem Einklang mit der oben angenommenen Lage des Poles zu stehen scheint, denn dieselbe würde den Südpol unter dem 60.° Meridian w. L. von Greenwich Chile um 20 Breitengrade näher bringen, und die Fundstätte der erwähnten Mollusken würde dementsprechend während der Tertiärzeit etwa unter dem 55. Breitengrade gelegen haben." Nachdem er dann noch Schiaparelli nach Neumayr zitiert hat, der sich gegen eine Polverlagerung nicht ablehnend verhalten zu brauchen glaubt, sagt er: „Wir sind daher durch den Stand unserer heutigen Kenntnisse dahin geführt, eine Veränderung in der Lage des Pols in der Tertiärzeit als sehr wahrscheinlich anzunehmen."

„Die Hauptschwierigkeit bei allen Schlüssen auf die früheren Klimate der Erde liegt in dem Umstand, daß wir überhaupt von keinem normalen Klima des Poles reden können und folglich eines festen Ausgangspunktes ganz entbehren. Denn den gegenwärtigen Zustand können wir für keinen normalen halten; er ist dies ebensowenig wie die große Bedeckung Norddeutschlands durch das skandinavische Inlandeis. Wir müssen vielmehr annehmen, daß wir noch in dem durch die Eiszeit bedingten abnormen klimatischen Zustande

leben. Wenn die Meteorologen das normale Klima für einen Ort berechnen, so geschieht dies unter der Voraussetzung, daß die Lage der Pole eine unveränderliche ist. Wenn dies aber nicht der Fall ist und außerdem, wie bekannt, auch die Verteilung von Land und Meer fortwährend wechselt, so kann von einem normalen Klima eines Ortes überhaupt keine Rede sein. Es ist aber kein Grund vorhanden, warum nicht in früheren Zeiten eine Baumvegetation auch unter dem Pol selbst hätte fortkommen sollen; sehen wir doch jetzt eine größere Anzahl von Bäumen innerhalb des Polarkreises gut gedeihen. Eine Hauptschwierigkeit scheint die Annahme zu machen, daß das auch bei immergrünen Bäumen der Fall sein konnte. Hier ist jedoch zu bemerken, daß doch die Koniferen, die den Polarkreis überschreiten, immergrünes Laub haben und ebenso auch mehrere Sträucher (Ericaceen usw.), die sogar unter sehr hohen Breitengraden vorkommen. Es wäre daher nicht unmöglich, daß bei hinreichender Wärme auch immergrüne Laubbäume in ebenso hohen Breiten hätten gedeihen können. Es ist indes immerhin bemerkenswert, daß auch selbst bei der oben angenommenen Lage des Poles alle derartigen Laubbäume nach unseren heutigen Erfahrungen innerhalb des Polarkreises ganz gefehlt haben."

„Es ist offenbar, daß wenn man zu der Annahme gekommen ist, der tertiäre Nordpol habe eine andere Lage gehabt als jetzt, wir auch für frühere Perioden ähnliche Abweichungen voraussetzen müssen. Ohne auf diesen Gegenstand weiter einzugehen, bemerke ich hier nur, daß die obere Juraflora[1]) von Spitzbergen ganz gewiß unter einem relativ ungünstigeren Klima existiert haben dürfte als die Tertiärflora desselben Landes. Es ist dies eine Ansicht, zu welcher ich schon vor Jahren gelangt bin, und welche ich in einer späteren Arbeit ausführlicher behandeln will."

Baron von Toll, der Leiter der Expedition nach den Neusibirischen Inseln, hat der Arbeit von Schmalhausen einige für uns wichtige Bemerkungen vorangeschickt, in denen er ausführt, daß die tertiäre Flora dieses Gebiets und besonders die großblätterigen *Populus*-Arten sich mit den Neumayr-Nathorstschen Annahmen der Polumlagerung wenig vertragen. Wie Nathorst selbst hervorhebt, würde bei seiner Annahme Neusibirien (dessen

[1]) Gemeint ist hier die unter-kretazische, von der Art der auch auf Franz-Josephs-Land und den Neusibirischen Inseln (Kotelny) gefundenen; vgl. S. 62.

Flora ihm ja noch nicht bekannt war) unter 80° n. Br. zu liegen kommen (die von Tschirimyi Kaja sogar unter 85°; s. unten), und die Existenz einer durchaus temperierten Flora dort würde die größten Schwierigkeiten bereiten, wie bei der heutigen Pollage, oder noch größere. Toll findet, daß man bei der Annahme von Polverschiebungen in ebenso große Schwierigkeiten gerät, wie bei der Annahme der Polkonstanz, und durch solche Hypothesen dürfte man die Lösung der Paläoklimate der Polargegenden nicht finden.

Ich hatte, Nathorst folgend, in mehreren populären Werken eine referierend-zustimmende Stellung eingenommen. Dennoch läßt sich nicht verkennen, daß man gerade in paläobotanischen Kreisen von der Annahme von Polverschiebungen oder von der Kalkulation mit solchen mehr und mehr abgekommen ist. Ich weiß dies sowohl aus Unterhaltungen persönlicher Art, als auch aus Literaturstellen. Die wichtigste (mir bekannte) ist wohl die bei Seward, Antarctic fossil plants (1914, S. 41), wo er über den Kontinent Antarctica und die polnahe dort gefundene Gondwana-Vegetation spricht. Er sieht zwar eine Schwierigkeit, die Existenz dieser sonst polfern bekannten Vegetation auch in Anbetracht der „Polarnacht" dort zu verstehen, bekennt aber schließlich: „That there has been a considerable change of climate is certain, but the paleobotanical data cannot be regarded as evidence favorable to an alteration in the position of the earth's axis."

Diesem Satz, von dem uns hier wesentlich der zweite Teil interessiert, möchte ich nunmehr ebenfalls zustimmen. Die Gründe hierfür sollen nun kurz klargelegt werden.

Betrachten wir die Verhältnisse während derjenigen Periode, wo zuerst ausgiebige Mengen wenigstens der Flachlandsflora an verschiedenen zahlreichen Punkten der Erde bekannt geworden sind. Das war der Fall zur karbonischen und permo-karbonischen Zeit. Wir haben in der Arktis mehrfache Funde von polnaher unterkarbonischer Vegetation (Grönland, Spitzbergen); dann aber die zahllosen Funde der eigentlichen Karbonflora (weiter südlich), die sich am zahlreichsten im Gürtel der heutigen gemäßigten Zonen um die Erde herumziehen und in Afrika bis 29° n. Br. heruntergehen, in Nordamerika etwa ebensoweit. Im nördlichen Innerasien scheinen die mächtigen paläozoischen Steinkohlenbecken permisch-bis jungkarbonisch zu sein, also einer Zeit anzugehören, wo bei uns die Kohlenbildung ausklingt. Im ganzen kann man die ausgesprochen zirkumpolare Lagerung derselben nicht verkennen

(deren Ausbildung selbstredend auch tektonisch bedingt ist). Die Verbreitung der Pflanzen selbst läßt sich hier am besten durch die Annahme einer vom Pole her erfolgenden Ausstrahlung verstehen. Die Zirkumpolarhypothesen, bei denen die Entwicklung neuer (d. h. natürlich nicht aller) Floren und Pflanzenformationen in polnahen Gebieten angenommen wird, sind alt; Hooker, Saporta, Asa Gray, Engler und viele andere haben sich in diesem Sinne ausgesprochen, wesentlich unter Heranziehung der heutigen und der jüngeren (jungkretazischen und tertiären) fossilen Polarfloren. Ich will hier nur auf die Schrift Wielands von 1903 verweisen (Polar climate in time the major factor in the evolution of plants and animals. Amer. Journ. Sci. XVI, 1903, S. 401 ff.), wo das Problem von verschiedenen Seiten beleuchtet wird. Die Verhältnisse der jungpaläozoischen Flora, von der wir eben sprachen, enthalten keine Daten, die dazu nötigen, von dieser Ansicht abzuweichen. Während für die arkto-karbonische Flora, wie ich sie im „Lehrbuch" 1921 genannt habe, diese Annahme naheliegt, hat die Gondwanaflora den Forschern große Unbequemlichkeiten verursacht. Der Südpol wurde von Koken (Neues Jahrb. 1907, Beilageband) in den indischen Ozean verlegt, womit aber weder für die Erklärung der Vergletscherungsgebiete im Perm noch sonst etwas gewonnen war. Schon die Entdeckung der permischen Vereisung und *Glossopteris*-Flora auf den Falklandsinseln durch Halle warf die Kokensche Karte um. Für die Gondwanaflora ist aber durch die von der Scottschen Südpolarexpedition gefundenen *Glossopteris*-Pflanzen unter 85° s. Br. (Buckley Island) die Sache wesentlich zugunsten der Zirkumpolarhypothese geklärt worden. Seward schreibt daher 1914 (S. 42): „Dr. W. P. Blanford, who was one of the first to grasp the importance of the questions raised by the geographical distribution of the *Glossopteris*-flora, expressed the view that an Antarctic Continent was the original area of development of many plants. The same opinion has been offered by subsequent writers, and in 1897 I wrote: ‚There is not wanting evidence in favour of the *Glossopteris*-flora having been first differentiated in an Antarctic Continent towards the close of the carboniferous period.' The discovery of *Glossopteris* on the Buckley Island moraine supplies what is needed to bring hypothesis within the range of established fact." Wie man sich die Ausbreitung der sich an mehreren Punkten berührenden jungpaläozoischen Floren vorstellen kann, bringt die schon 1921 in meinem Lehrbuch benutzte Karte

(Abb. 11) zum Ausdruck. Durch die 1918 erschienene, mir aber erst 1923 bekannt gewordene Zalesskysche paläozoische Angaraflora ist diese Karte noch bestätigt worden. Er meint zwar in seiner Einleitung, eine „Identität" der permischen Angaraflora mit der ostindischen Gondwanaflora bewiesen zu haben. Dies ist aber nicht der Fall. Es fehlen in Sibirien *Gangamopteris* und *Glossopteris*[1]), andere Gondwanaelemente sind vorhanden, daneben aber auch solche, die eine Verwandtschaft mit der westlichen Rotliegendflora deutlich erkennen lassen, mögen es auch andere Arten sein, wie besonders die Callipteriden. Wie die Vergletscherungen in den z. T. äquatorialen Gebieten zustande gekommen sind, weiß man nicht, wird es auch wohl nie wissen, wie bei so vielen paläothermalen „Anomalien". Eine Verlagerung des Südpols hilft da auch nichts.

Eine weitere Formation, die durch die Ausbeute an zahlreichen Landpflanzenresten an den verschiedensten Punkten der Erde, auch in polnäheren Gebieten hervortritt, ist die Juraformation. Von den pflanzengeographischen Problemen dieser war schon in Kap. 5 die Rede, und wir wollen hier keine Wiederholungen vorbringen. Für eine andere Lage des Pols lassen sich hier jedenfalls keine Daten beibringen. Widersprüche gegen eine polnahe Ausbildung einer Anzahl von Pflanzentypen dieser Floren ergaben sich aber auch nicht. Es wäre selbstverständlich falsch, anzunehmen, daß alle Pflanzenformen sich so entwickelt und ausgebreitet hätten; auch andere Entwicklungsgebiete, die man für einzelne fossile Typen kaum wird erkennen können, sind vorhanden gewesen wie heute so auch früher. Die Polargebiete bleiben aber Hauptzentren für die Entwicklung vieler Organismen.

Für die untere Kreide hatten wir schon S. 62 darauf hingewiesen, daß ein polnahes Entwicklungszentrum für die Abietineen vorhanden zu sein scheine, die dann, in manchen Gegenden ziemlich rasch, in anderen der Nordhemisphäre erst in der späteren Kreide in die Erscheinung treten. Für die obere Kreideflora dürfte sich die Annahme polnaher Entwicklung vieler Typen nicht erkennen lassen, trotzdem in Grönland auf der Disko-Insel zahlreiche oberkretazische Pflanzen gefunden worden sind. Berry hat sich noch vor einiger Zeit dahin ausgesprochen, daß die Untersuchungen der jüngeren Kreideflora noch kein Bild geben von den Grund-

[1]) Einige Gattungsbezeichnungen Zalesskys wie *Neurogangamopteris, Glossopteropsis* und *Gangamopteris* erwecken den Anschein einer größeren Ähnlichkeit als in Wahrheit vorhanden ist.

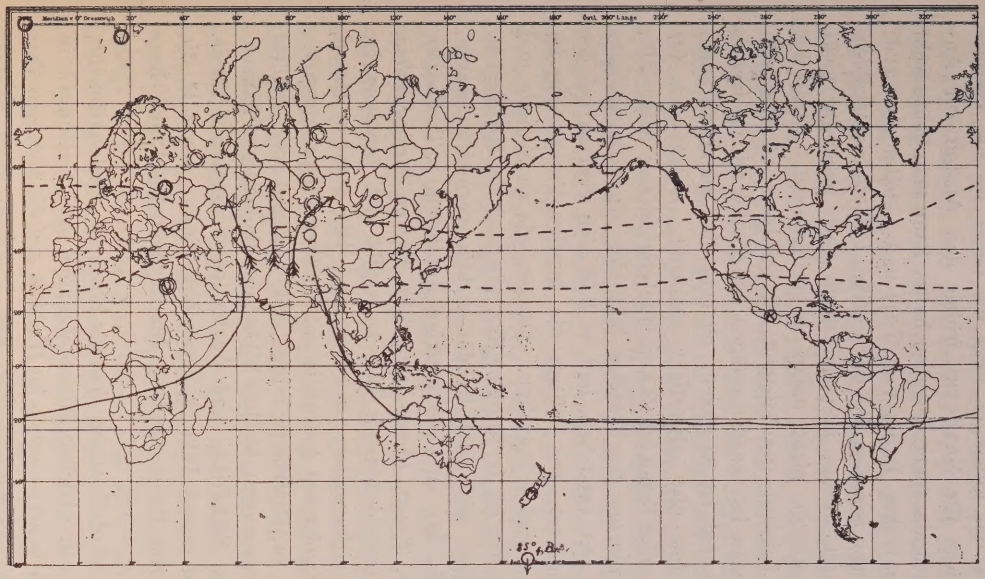


Abb. 11. Geographische Verbreitung der karbonisch-permischen Floren.

Die von Osten nach Westen verlaufende Zone zwischen den punktierten Linien gibt die Hauptverbreitung der mittelkarbonischen Flora und des entsprechenden Hauptkohlengürtels an (arkto-karbonische Flora). Die dicken kleinen Kreise nördlich des Gürtels bedeuten wichtige Vorkommen unterkarbonischer Flora (Grönland bei 81° nördlicher Breite; Spitzbergen; Moskauer Becken). Ausgezogener Doppelkreis: unterkarbonische Flora der Sinai-Halbinsel; solche ist auch aus Peru und Argentinien bekannt. Ein einfacher Kreis mit ? bezeichnet die zweifelhafte Flora karbonischen Alters der Melville-Insel (nordamerikanische Arktis).
Die ausgezogenen Linien bedeuten die ungefähre Nordgrenze der Gondwanaflora (antarkto-permokarbonische Flora). Es bedeutet im einzelnen: Einfacher Kreis mit ? auf Borneo die angeblich dort gefundene Gondwanaflora. Die Kreise mit dem R darin (Tonkin, Mexiko): Residuen der Gondwanaflora im Lias. Ein Kreis mit M darin (Neuseeland), daß nur rhät-liassische Gondwanatypen bekannt sind, ältere aber noch fehlend. Die in der Nähe des Pols von der Scottschen Südpolarexpedition entdeckte Gondwanaflora bei 85° südlicher Breite ist unten in der Mitte des Kärtchens angedeutet. Die Pfeile nördlich von Ostindien deuten die vermutliche Verbreitungsrichtung von Typen der Gondwanaflora nach Norden, Nordosten und Nordwesten an. Die Doppelkreise mit unterbrochenem Außenkreis bedeuten wichtige Fundorte mit einem Gemisch von „europäischen" Formen und Gondwanaformen an (Nordrußland; Tunguska; Kuznezk am Altai; Sudzenka). Die einfachen Kreise in Mittel- und Ostasien sind Andeutungen von Gondwanaflora in diesen Gebieten.

zügen der Pflanzenausbreitung in diesen Zeiten; und demgemäß kann auch das Zirkumpolarproblem an Hand der aufgefundenen Objekte nicht gestützt, abgelehnt oder modifiziert werden (S. 60).

Ganz anders und günstiger liegt die Sache für die Tertiärflora. Obwohl diese für Nathorst früher den Anstoß zur Annahme von Pollageänderungen gegeben hatte, kann man heute wohl sagen, wie schon früher Baron von Toll u. a., später Seward, Zeiller und Kerner meinten, daß das tertiäre Paläothermalproblem seiner Lösung durch solche, ja physikalisch auch noch gar nicht begründeten Hypothesen nicht näher zu bringen ist. Statt des einen vielleicht beiseite geschobenen Hindernisses türmen sich andere auf, und man hat gewissermaßen den Teufel mit Beelzebub ausgetrieben. Hierbei ist es gleich, ob man die „miozänen" arktischen Tertiärfloren als „alttertiär" annimmt — was ich für richtiger halte — oder ihnen mit Heer ein jungtertiäres Alter läßt.

Für viele Pflanzen des Tertiärs läßt sich ein zirkumpolarer Ursprung ja sehr gut verstehen, und es läßt sich vielfach bei der Annahme der Konstanz der Pollage die heutige Verbreitung im Hinblick auf die tertiäre begreifen. Denken wir an *Sequoia* und *Taxodium*, die im Tertiär in Nordamerika wie auch in Mittelasien, Japan und Europa wie auch in der Arktis verbreitet waren. Denken wir an *Ginkgo*, an viele sonstige Koniferen, z. T. *Pseudotsuga*, *Sciadopitys*, *Tsuga*, *Pinus*-Arten Sekt. *Parrya-Taeda-Strobus*, an Dikotyle der verschiedensten Art, so ergibt sich vorzugsweise ein Bild arktisch-zirkumpolarer Verbreitung. Die wenigen Daten, die wir von der landarmen Antarktis an tertiären Pflanzenfossilien haben, sprechen in ähnlichem Sinne und bewegen sich in dem Rahmen des pflanzengeographischen Bildes, das die heutige Pflanzenwelt Südamerikas, Südafrikas und Australien-Neuseelands bietet, oder sie ergänzen dieses Bild in demselben Sinne, wie z. B. die Araucarienfunde von Punta-Arenas, der Seymour-Insel und Kerguelen.

Man kann jedenfalls sagen, daß die heutigen „Disjunktionen", d. h. das Vorkommen gleicher Pflanzenfossilien und Gattungen in weit getrennten Arealen — schon im Hinblick auf die heutigen Verhältnisse allein — vielfach geradezu zur Annahme einer zirkumpolaren Entwicklung, einer Ausbreitung von den polnahen Gebieten südwärts bezw. nordwärts drängt. Nimmt man noch die Tertiärflora zu Hilfe, so erkennt man die Berechtigung dieser Ansicht noch mehr, indem jene zeigt, daß 1. viele dieser Typen früher in

polnahen Gebieten vorhanden waren, daß 2. sie in den jetzt die Disjunktionen trennenden Gebieten auch vorkamen; davon war ja eben schon die Rede. Da das Zirkumpolarproblem in so verschiedenen Formationen, schon im Paläo- wie im Neozoikum auftaucht, so kommt ihm eine besonders hervorragende Rolle für die Entwicklung und Ausbreitung der Pflanzenwelt zu.

Noch vor kurzem hat sich Irmscher in ausführlicher Weise mit diesen Fragen beschäftigt (Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente. Mitt. Inst. allg. Botanik Hamburg. 5. Bd., 1922, S. 17—233) und am Schluß seiner Arbeit auch eine Anzahl Karten nach Berry u. a. geboten, die diese Verhältnisse sehr schön zeigen. Er ist jedoch anderer Ansicht über die Vorgeschichte der heutigen Verhältnisse. Er ist nämlich ein Anhänger der Pol-Inkonstanz und dieses als Anhänger der Wegenerschen Kontinentalverschiebungshypothese. Es wird sich empfehlen, nachdem von dieser botanischen Seite unter Heranziehung paläobotanischer Tatsachen zu der Wegenerschen Hypothese in zustimmender Weise Stellung genommen ist, unsererseits ebenfalls auf diese vielbesprochene Anschauung vom paläobotanischen Standpunkt noch weiter einzugehen, als dies im vorigen im Grunde schon geschehen ist.

Irmscher nennt die Wegenerschen Anschauungen eine „Theorie". Das Verhältnis von Theorie und Hypothese wird in der Wissenschaft oft nicht genügend auseinander gehalten; wenn ein Forscher eine Hypothese aufstellt, so nennt er und seine Anhänger sie mit Vorliebe eine Theorie, wodurch der Eindruck des hypothetischen in etwas vermindert wird und meist auch werden soll. Stellt dagegen ein anderer eine „Theorie" auf, so wird sie von den Bekämpfern derselben mit Vorliebe zur Hypothese „degradiert". Diesen Vorwurf wird man mir selber nun auch machen wollen; ich muß ihn jedoch zurückweisen; denn es handelt sich in den Pol- und Kontinentalverschiebungsanschauungen bei der Zweifelhaftigkeit der Grundlagen sicher viel eher um eine Hypothese als um eine Theorie („Arbeitshypothese").

Irmscher hat, wie gesagt, die Disjunktionen im Rahmen seiner umfangreichen Erörterungen ebenfalls betrachtet. Es muß wundernehmen, daß er daraus ganz andere Schlüsse zieht als wir. Er nimmt vielmehr eine ehemalige Verbindung zwischen Amerika und Europa an — wie sie ja der von Wegener angenommene Kontinentalklotz bietet — und ein Auftreten der Formen (mit heutigen Disjunktionen auf der Nordhemisphäre) in Nordamerika

sowie deren spätere Ostwärtswanderung. Das Auseinanderreißen des Kontinentalblockes ergab dann die disjungierten Vorkommen im Zusammenhang mit den Wirkungen der Eiszeit, die viele ursprünglich bei uns vorhandene arkto-tertiäre Typen zum Verschwinden brachte. Ähnlich stellt er sich die Sache für die Südhalbkugel vor. Die dort bekannten Disjunktionen der Araucarieen u. a. Koniferen, der Proteaceen usw. lassen aber von unserm Standpunkt aus eine ähnliche Erklärung wie auf der Nordhemisphäre zu. Er schließt eben von vornherein die Polargebiete als Gebiete ehemaligen üppigen Pflanzenwachstums aus; sie spielen für ihn keine besondere Rolle. Es zeigt sich aber auch aus den vorherigen Erörterungen, daß man mit der Polverlegung nichts bessert, besonders nicht im Tertiär, da doch immer wieder Floren in die Nähe des Pols zu liegen kommen, die dort nach heutigen Verhältnissen nicht vorkommen können. Ein Autor — ich kann mich leider nicht erinnern welcher — hat einmal gesagt, daß der Nordpol in dem ihn umgebenden Ring von Tertiärfloren gewissermaßen gefangen sei wie die Maus im Käfig; und er hat mit diesem Bilde ungefähr das Richtige getroffen.

Recht bedenklich ist, daß J. im Rahmen der Wegenerschen Anschauungen den „tropischen“ Charakter der Steinkohlenflora (a. a. O. S. 25) als Stütze für die angenommene Pollage heranzieht. Ein in der Forschung so strittiger Punkt (wir bekennen uns nicht zu dieser Anschauung) kann nicht als Stütze herangezogen werden.

Wenn er mit Wegener mit dem Gedanken spielt (S. 32), gewisse „mesozoische Jura- und Kreidefloren“ ins Alttertiär zu versetzen, so kann er da wohl auf keinen Beifall der Fachkreise rechnen. Die „Versetzung“ von Juraflora ins Alttertiär würde mit dem Aufhören jeglicher paläontologischen Fundierung der Stratigraphie und mit dem Aufhören dieser selbst gleichbedeutend sein.

Es ist weiter auffällig, in welcher weitgehenden Form von Irmscher als Botaniker so viele der gerade von botanischer Seite so oft diskreditierten Bestimmungen tertiärer Dikotylenblätter angenommen werden. Es scheint mir, daß in der Verwendung dieser etwas mehr Kritik wohl angebracht gewesen wäre und daß diese bei der Behandlung so fundamentaler Fragen nicht so fast in Bausch und Bogen benutzt werden dürfen. Man vergleiche dazu den Standpunkt eines der fruchtbarsten Bearbeiter dieser, nämlich Berry (S. 60).

Es sei hier nicht auf die zahlreichen Einzelpunkte, die Irmscher in mühevoller Arbeit zusammengetragen hat, eingegangen, jedoch mögen einige weitere Tatsachen berührt werden, die sich im Rahmen der Wegenerschen Hypothese nicht verstehen lassen. Das sind einmal die uralten Beziehungen zwischen den pazifischen Küsten Nordamerikas und Ostasiens. Wir sagen uralten, weil wir hierbei nicht auf die jüngeren Pflanzen eingehen wollen, für deren Verbreitung und Wanderung Irmscher eine andere Annahme bei der Hand hat. Im Rahmen seiner bezw. Wegeners Anschauung von dem ursprünglich zusammenhängenden Kontinentalblock Amerika-Europa-Afrika-Asien faßt er als Ausbreitungsweg die sich auf diesem Kontinentalblock bietenden Wege ins Auge, während Engler u. a. einen Austausch über das nordöstliche Asien — nordwestliche Amerika (Aleutenbrücke) annahm.

Betrachten wir die Verhältnisse im Karbon, so haben wir dort eine sehr bemerkenswerte „Disjunktion", die sich mit der Annahme der zirkumpolaren Verbreitung zwar leicht in Einklang bringen läßt, nicht aber mit den Irmscherschen Anschauungen. Das europäisch-nordamerikanische Gebiet wird von der antarktokarbonischen Karbonflora beherrscht. Im nördlichen Innerasien schiebt sich dagegen ins Permokarbon das Gebiet mit Gondwanaeinmischungen ein (s. Karte S. 75). Im nördlichen Asien (Teile von China, Korea) dagegen scheinen diese entweder gar keine oder nur eine sehr geringe Rolle zu spielen. Denn die dortige Permokarbonflora trägt im Gegenteil wieder einen entschieden mehr europäisch-amerikanischen Charakter als die innerasiatische. Eine Anzahl von Arten sind dort wie in Europa gefunden worden, so *Sphenophyllum oblongifolium*, *Pecopteris* cf. *vestita*, *Sphenophyllum emarginatum*, Neuropteriden, *Taeniopteris multinervia*, die in dem Gebiet zwischen der europäischen und dieser ostasiatischen auch nach der neuen Zalesskyschen Flora nicht vorhanden sind (1918). Eine Zusammenstellung der Funde von früher enthält die Arbeit von mir in Englers Bot. Jahrb. 1915 (Bd. 52, 3, S. 266 ff.). Dieses merkwürdige Verhältnis wird zwar erst durch die in Aussicht stehende Publikation der chinesischen Permokarbonflora durch Halle u. Yabe genauer durchschaut werden können, ist aber schon jetzt auffällig genug. Diese Tatsache kann durch eine Annahme der Ausbreitung der antarktokarbonischen Flora auf dem Wege quer durch Asien bei der Vorstellung des im Karbon ja noch unzerrissenen Wegenerschen Kontinentalblocks nicht erklärt werden,

da in Innerasien (Kuznezk am Altai, Tunguska usw.) diese Formen ja fehlen, im Gegenteil eine größere Verwandtschaft mit der Gondwanaflora hervortritt; wohl aber versteht man die Sache im Rahmen der Zirkumpolarverbreitung. Daß in diesem ostasiatischen Gebiet bei seiner starken Disjunktion von dem europäischen sich noch Sonderformen ausgebildet finden, ist kein Wunder; hierher gehört *Gigantopteris* und *Lepidodendron oculus felis*, die ich schon a. a. O. 1915 als Charakterpflanzen dieses Gebietes bezeichnete. Möglicherweise wird Halles Bearbeitung noch mehr solche zum Vorschein bringen. Es ist nun sehr auffallend, daß *Gigantopteris* außer in diesem ostasiatischen Gebiet nur noch im südlichen Nordamerika gefunden ist (*Gigantopteris americana* D. White). Die Beziehungen der nordamerikanischen Permflora zur ostasiatischen sind leider im einzelnen noch unklar, da keine hinreichenden Bearbeitungen aus Nordamerika vorliegen. Die von White (Proc. Un. States Nat. Mus. 41, S. 505 ff.) provisorisch bekannt gegebene Begleitflora der *Gigantopteris americana* zeigt ebenfalls keine Gondwanaformen, sondern den Charakter von europäischem Rotliegenden. Ob noch mehr eigentümliche Formen zwischen dieser und der ostasiatischen Flora gemeinsam sind, wird die Zukunft lehren (? vielleicht *Annularia* ? *maxima*); White selber weist auf die Beziehungen zu China hin (S. 513). Niemals werden sich diese Verhältnisse durch die Annahme von bloßen Querwanderungen in dem hypothetischen Wegenerschen Kontinentalblock erklären lassen.

Daß die Verbreitung der Gondwanaflora, die Art, wie sie sich gelegentlich mit der arktokarbonischen Flora berührt, sich ebenfalls mit der Zirkumpolarhypothese verträgt, wurde schon oben gesagt.

Irmscher beschäftigt sich auch mit verschiedenen Angaben von mir selbst, die er unter die kritische Lupe nimmt (a. a. O. S. 37 ff.), auf die hier noch eingegangen sein soll. Er moniert meist Äußerungen, die ich in den Schlußkapiteln des Lehrbuchs gemacht habe; so z. B. die Annahme eines mehr gleichmäßigen Klimas in verschiedenen älteren Perioden und die Annahme günstiger Vegetationsbedingungen in polnahen Gebieten. Er wirft mir dann vor, mit anderen Gegnern der Polverlagerungshypothesen den einen Grundfehler zu machen, daß ich zu „einer ganz willkürlichen und unmotivierten Abänderung des solaren Klimas“ meine Zuflucht nehme; ferner daß ich durch die Verlegung der Tertiärvegetationen in die heutigen Polargebiete diesen Pflanzen eine andere „physiologische Potenz“ aufoktroyierte. Daß das letztere nicht der Fall

ist, sondern nur von Irmscher mir angedichtet wird, ergibt sich aus den Darlegungen in diesem Buch zur Genüge. Im übrigen aber habe ich an die Änderung des Solarklimas gar nicht gedacht. Die Denkweise von Irmscher unterscheidet sich aber dadurch grundsätzlich von der meinen, daß er mit Wegener Transzendentalgeologie treibt, ich aber vor dieser Grenze Halt mache, wie ich in dem Motto vorne und sonst in dieser Schrift zur Genüge angedeutet habe. Was Wegener und seine Anhänger vertreten, ist gar keine Geologie oder Geophysik mehr, sondern sozusagen Geosophie, Geometaphysik oder Transzendentalgeologie oder wie man es sonst nennen mag. Der Unterschied zwischen Kontinentalverschiebungs- und Polwanderungsanhängern und mir ist die Differenz des Erkenntniswillens und die Verschiedenheit der Grenzziehung der Erkenntnismöglichkeit. Beide wissen wir in Wirklichkeit gar nicht, wie die Anomalien der Vorzeit zu erklären sind; die Wegenersche Schule behauptet nur, es zu wissen, während ich einfach erkläre, daß ich nichts (über eine gewisse Grenze hinaus) weiß. Es ist gerade in der Naturwissenschaft gefährlich, zu vergessen, daß das Sokratische Wort „*οἰδα ὁτι οὐκ οἰδα*" kein Armutszeugnis und nicht genierlich ist. Eine Einigung zwischen den Geosophen und Geometaphysikern und den Geophysikern bezw. den Geologen ist a priori nicht möglich und bleibt ein frommer Wunsch. Für mich sind derartige Hypothesen wie Raketen, die, den festen Boden verlassend, in der Höhe blendend aufleuchten, dabei vieles mit blendender Klarheit hervorheben und anderes in um so tieferen Dunkel lassen, um dann selbst zu erlöschen. Es läßt sich leider nicht verkennen, daß derartige Hypothesen gerade vom urteilslosen Publikum besonders gern aufgegriffen und für bare Münze genommen werden, zumal sie in populären Zeitschriften breitgetreten werden („Gartenlaube", Zeitungen). Auch in der Naturwissenschaft zeigt sich heute bei manchen Forschern eine gewisse Haltlosigkeit und ein Verkennen der Grenzen ihrer Wissenschaft, was zu ähnlichen Ausartungen wie in der heutigen Kunst führt: Geringschätzung der Einzelarbeit, Arbeiten mit genialisierenden, faszinierenden, umstürzenden Hypothesen.

Wir können hier noch einmal darauf aufmerksam machen, daß es bemerkenswert ist, daß gerade bei den Paläobotanikern, die früher den Anstoß zu den Polwanderungshypothesen überhaupt gegeben hatten, eine Abkehr davon stattgefunden hat, und dies gerade zu einer Zeit, wo man hätte meinen sollen, daß diese durch

Wegener und seine Anhänger gewissermaßen neuen Vorschub erhaltende Anschauung von ihnen neu aufgegriffen werden sollte. Bisher ist das aber im Gegenteil im allgemeinen nicht der Fall. Jedenfalls ist es angebracht, diesen Hypothesen nach wie vor mit der größten Reserve gegenüberzustehen, wie man dies ja wohl im allgemeinen auch von geologisch-geographischer Seite tut. Mag die Wegenersche Hypothese noch so geistreich sein, sie bleibt bisher eine unbewiesene Annahme.

Ich möchte an den Schluß dieses Abschnittes das Wort des unvergeßlichen Schwendener setzen, das H. Potonié etwas modifiziert als Motto der „Naturwiss. Wochenschrift" hingesetzt hatte: „Was die naturwissenschaftliche Forschung aufgibt an weltumfassenden Ideen und an lockenden Gebilden der Phantasie, wird ihr reichlich ersetzt durch den Zauber der Wirklichkeit, der ihre Schöpfungen schmückt."

7. Polarnacht und Pflanzenwelt

Neben dem Rätsel der Klimafrage der polnahen ehemaligen Vegetationen hat mehreren Forschern und sicher mit Recht die andere schon mehrfach erwähnte Frage viel Kopfzerbrechen verursacht: Die lange Dauer der Polarnacht, die einen nachhaltigen Einfluß auf die Floren des Gebietes hätte ausüben sollen. Es ist bekannt, daß es heutzutage eine waldbildende Vegetation in polnahen Gebieten nicht gibt; geschweige denn eine solche, wie z. B. im Tertiär, wo in diesen Gegenden selbst noch Gewächse vorkamen, die in unserem Klima nur schwierig durchhalten; ganz zu schweigen von der Kreideflora, die in Kome, Disco usw. subtropischen Charakter besaß. Daß auch die älteren Floren von diesem Problem berührt werden, braucht hier nicht weiter ausgeführt zu werden. In diesem Kapitel sollen weniger eigene Äußerungen und Meinungen gebracht werden als einige andere Forscher zu Worte kommen. Der Leser wird darnach die Richtung meiner Gedanken ohne Kommentar verstehen und dazu Stellung nehmen können.

Mit Beziehung auf meine Untersuchungen arktischer fossiler Unterkreide-Koniferenhölzer mit ihren scharf abgesetzten Jahresringen und auf meine Auseinandersetzungen über das Erscheinen zahlreicher Abietineen in polnahen Gebieten (s. S. 62) sagte Halle 1911 (S. 204, Fußnote): Attention may be called here, by the way, to a question which has, in my opinion a claim to be considered

when dealing with the arctic floras as indicators of climatic conditions. Gothans ideas have regard to fossilized wood from Spitsbergen and Kung Karls Land, situated in Lat. 75—80° N. With the present position of the pole, the arctic night prevails here for a number of months. The darkness of the long night will have made the assimilation of carbon dioxyde an impossibility, and will consequently have checked the forming of new tissues. This standstill, independent of changes in temperature, may well have produced similar effects to those of a winter-rest caused by a minimum of temperature. The influence which the long arctic day and night exerted on the life process of vegetation, favoured by a warm climate, must indeed have been very peculiar. Little attention has been paid to this question as yet. This is only natural, as the phenomenon has no parallel at the present day, and as there exists very little positive material available for tracing its effect on the plant life. As far as concerns the annual rings of the fossil wood from Kung Karls Land, the eventual influence of the polar-night should certainly at least be taken into consideration."

Auch Eckardt hatte (Naturwiss. Wochenschr. N. F. 10, S. 669, 1911) auf die Polarnacht hingewiesen. Ebenda hatte ich (damals noch mit der Möglichkeit von Polwanderungen rechnend) gesagt: „wenn man auch Polverschiebungen und ein höheres Alter als miozän für die arktische Miozänflora annimmt, gerät sie doch unweigerlich zum großen Teil in die Polarzone, in Breiten, die eine längere Polarnacht haben. Diese Polarnacht scheint ihnen aber nicht schlecht bekommen zu sein, dafür spricht wohl die Flora eine deutliche Sprache. Es wäre sicher ein lohnendes Experiment im Hinblick auf diese Fragen, geeignete Gewächse unter Darbietung günstiger Vegetationsbedingungen einer „künstlichen Polarnacht" auszusetzen; ich glaube, sie wird ihnen wenig anhaben, darauf weisen schon die Verhältnisse der arktischen Tertiärflora." Eckardt hat dann später Experimente in dieser Richtung angestellt, wie er 1918 mitteilt, gelegentlich eines Aufsatzes über die Bewertung der Jahresringbildung als Klimaindikator (Naturwissensch. 1918, S. 115). Er schreibt dort: „Nach von mir selbst experimentell vorgenommenen Untersuchungen, indem ich verschiedene immergrüne, z. T. mediterrane Holzgewächse einer viermonatlichen, mäßig temperierten künstlichen „Polarnacht" während eines Winters aussetzte, ist es mehr als wahrscheinlich, daß vorweltliche Bäume die Polarnacht ohne jeden Schaden ertrugen." Wichtiger als dies nur einjährige

Experiment sind die Mitteilungen v. Kerners von 1922 in seinem Aufsatz: „Neue Gesichtspunkte betr. das Problem der fossilen arktischen Floren“ (Verh. zool. bot. Ges. Wien 1922, S. 147). Er sagt u. a.: „Betreffs der Polarnacht neigte die Mehrzahl der Forscher zu der Ansicht, daß sie kein unüberwindliches Hindernis für das Gedeihen immergrüner Gewächse gebildet hätte. Jüngst bezeichnete sie Köppen als ein solches, wogegen Gregory sagt: „The view that the three months darkness of winter would be fatal to tree growth is now recognised as untenable.“

Kerner sagt weiter:

„Zur Beurteilung kommen hier Verhältnisse in der Natur, Experimente und theoretische Erwägungen in Betracht. *Rhododendron ferrugineum* und *hirsutum* ertragen, worauf schon Heer hinwies, anläßlich ihrer winterlichen Schneebedeckung auch eine mehrmonatliche Dunkelheit. Nach Gregory ist *Dicksonia antarctica* auf den Snowy Plains in Südaustralien manchmal 4 bis 5 Monate im Schnee begraben und so des Lichtes beraubt. Molisch stellte jüngst fest, daß kultivierte Exemplare von *Aspidistra elatior*, *Aucuba japonica*, *Buxus sempervirens*, *Laurus nobilis*, *Hedera Helix* und *Vinca minor* sowie verschiedene Koniferen bei Temperaturen zwischen 5 und 13° einen 120tägigen vollständigen Lichtabschluß auffallend gut überstanden. Auf eine Anfrage bezeichnete es der Genannte als wahrscheinlich, daß die besagten Pflanzen auch eine öftere Wiederholung des Versuches ertrügen. Demgegenüber fehlt es nicht an Angaben, daß immergrüne Gewächse, die in nordischen Städten schon wegen der großen Kürze der Wintertage und in unsern Breiten wegen der winterlichen Zudeckung der Glashäuser während mehrerer Monate nur sehr wenig Licht empfangen, mit der Zeit etwas Schaden leiden. Eine zulässige Annahme ist die, daß das Überstehen periodischer Dunkelheit eine Fähigkeit sei, die manche Pflanzenarten, als sie aus der Arktis durch Kälte vertrieben wurden, wegen Nichtgebrauchs verloren und erst durch mehrtausendjährige Übung wiedergewännen. Man braucht nicht in die niedrige Lebewelt hinabzusteigen, um Fälle weitgehender Anpassung zu finden. Wenn hochorganisierte Tiere eine jährlich wiederkehrende halbjährige Unterbrechung der Bewegung, des Lichtgenusses und der Nahrungsaufnahme und Unterkühlung tief unter die Temperatur der Warmblüter ertragen (Winterschlaf der Murmeltiere), so wird man ein Gedeihen immergrüner Gewächse mit lichtlosem Winter nicht für unmöglich halten.“

„Der arktische Sommer bietet auch eine Erklärungsschwierigkeit für Baumwuchs in Polnähe. Wenn sich das Wechselspiel klimatischer Faktoren als Bedingungen des Lebens in einem Quotienten ausdrückt, wie dies bei Temperatur und Feuchtigkeit als Lebensbedingungen für Gletschereis der Fall, so setzt ihre gemeinschaftliche Abnahme einem Vordringen gegen den Pol keine Schranke. Je nachteiliger sich die Minderung der Schneemenge für den Bestand von Gletschereis erweist, um so günstiger wirkt auf diesen Bestand das Sinken der Temperatur ein. Das Wechselspiel zwischen Licht und Wärme als Lebensbedingungen der Pflanzenwelt (die Feuchtigkeit bleibt hier außer Betracht) drückt sich aber — innerhalb gewisser Grenzen — in einem Produkte aus. Da erscheint dann das gemeinsame Abflauen beider Faktoren gegen den Pol zu als Schranke für die Pflanzenverbreitung. Je weniger Wärme die Pflanze erhält, desto mehr Licht sollte sie empfangen. Zu einem Wachstum nordischer Waldbäume auf Grinnelland würde es also nicht genügen, wenn dort sich norwegische Sommertemperaturen einstellten. Es müßten höhere Wärmegrade Platz greifen, weil ja die Lichtstärke am 80. Parallel geringer ist als in 60° Breite."

„Nun benötigen aber die Pflanzen in der gemäßigten Zone durchschnittlich nur einen kleinen Teil des ihnen dargebotenen Lichtes; haben sie doch viele Einrichtungen zum Schutze gegen zuviel Beleuchtung. Nach Wiesner geht bei wenig lichtbedürftigen Holzgewächsen das Minimum des Lichtgenusses auf $^1/_{100}$ herab. In Tromsö sah der Genannte den Lichtgenuß bei *Betula pubescens* noch auf $^1/_{10}$ herabgehen. Da fände diese Birke, sofern sie das ganze verfügbare Licht genösse, wohl auch noch mit dem in 80° Breite vorhandenen Licht ihr Auslangen. Bei manchen anderen Bäumen, so bei *Sorbus aucuparia* und *Acer platanoides* liegt das Minimum des Lichtgenusses im nördlichsten Norwegen (nach demselben Gewährsmanne) allerdings schon bei $^1/_2$ und $^1/_5$."

Diese Proben mögen zum Beweis dafür dienen, daß eine Anzahl durchaus vorsichtiger Forscher mit allem Ernst die Existenz einer polnahen Vegetation sogar immergrüner Gewächse heutiger Art für möglich halten und diese Möglichkeit unserm Verständnis näher zu bringen suchen. Auch sie sprechen dabei nicht von Änderung des Solarklimas, nicht von Polverschiebungen usw., und begnügen sich mit Betrachtungen der sich bietenden Schwierigkeiten und Versuchen, sie zu erleichtern. Mehr kann man eben nicht tun, ohne in Gewalthypothesen und, wie wir vorn sagten, Transzendentalgeologie usw. zu verfallen.

8. Betrachtung der biologischen Verhältnisse einiger fossiler Floren

In den folgenden Abschnitten werden sich leider einige Dubletten nicht vermeiden lassen. Es ist schon manches hier Vorkommende in früheren Kapiteln gesagt worden, was hier im Zusammenhange wieder vorkommt, nicht ausgelassen werden darf und hier etwas breiter ausgeführt wird.

Für Keuper und Jura soll hier nur ein kürzerer Abschnitt folgen, da hiervon schon im vorigen öfter die Rede war.

Für das Tertiär werde ich mich auf die Betrachtung der biologischen Verhältnisse der Braunkohlengewächse beschränken, worüber ich mich a. O. schon mehrfach ausgelassen habe. Die paläothermalen Probleme, die pflanzengeographischen Verhältnisse des Tertiärs sind in den früheren Abschnitten zur Sprache gekommen; weitere spezielle Darstellungen der Biologie dieser Flora sollen hier also nicht gegeben werden. Das Interessanteste und Wissenswerteste darüber dürfte hoffentlich nicht übersehen sein.

a) Die vorkarbonischen Floren, speziell die Devonfloren

Über die Biologie der vordevonischen Landfloren läßt sich nichts aussagen, da Landpflanzenreste aus diesen Perioden bis auf den neuerdings aus dem Gothländer Obersilur von Halle bekannt gemachten Rest nicht bekannt sind, sondern nur Meeresalgen. Auch von diesen sind wie auch in den späteren geologischen Perioden nur solche erhalten, die zum Aufbau ihres Körpers Hartteile, insbesondere kohlensauren Kalk benutzen. Wenn die von Walcott im Präkambrium und Kambrium neuerdings angegebenen Kalkalgen tatsächlich, wenigstens zum Teil, von solchen herstammen, so würden solche Kalkalgen schon in diesen uralten Formationen recht häufig und gesteinsbildend, biologisch gesprochen, wahrscheinlich riffbildend wie heute manche Kalkalgen, wenn auch nicht in dem Maßstabe wie die Korallen, aufgetreten sein. Abgesehen von diesen problematischen kambrischen „Kalkorganismen" waren ja aus dem Kambrium bisher nur wenig als Algen angesprochene Funde zu verzeichnen. Zahlreicher sind sie aus dem Silur bekannt, wo sie bei uns z. B. im baltischen Silur sich finden und deswegen auch als nordische Geschiebe im norddeutschen Flachland wohl bekannt sind. Man nimmt an, daß, wie die als ihre Verwandten geltenden vertizillaten Siphoneen, diese fossilen Algen in relativ warmen Meeren gelebt haben, eine Annahme, die sich ja auch wohl aus der Betrachtung der reichlich erhaltenen Faunen ergibt. Die Biologie der Meeresflora ist jedoch etwas, was uns hier nur untergeordnet interessiert; wir betrachten im

allgemeinen nur die Biologie der uns erhaltenen Landfloren, soweit sich darüber Aussagen machen lassen.

Hinzugefügt sei nur noch, daß hier von der noch in manchen Lehrbüchern spukenden Landpflanzensilurflora aus dem Harz und dem Rheinischen Schiefergebirge nicht mehr die Rede sein kann, da sich im Grunde bereits herausgestellt hat, daß das silurische Alter der dort angegebenen Cyclostigmen, Lepidophyten, Sphenopteridien usw., also von Pflanzen, die ausnahmslos zu den Pteridophyten oder gar zu den Pteridospermen gehören, in Wirklichkeit viel jünger anzusetzen ist und zwar teils als oberdevonisch, teils als kulmisch, also altkarbonisch gelten muß. Nicht einmal die Annahme, daß es sich um mittel- oder altdevonische Pflanzen handeln könne, ist irgendwie diskutabel, was man mit Nathorst auch schon früher sehr wohl hätte erkennen können, bevor die neueren Kenntnisse über die altdevonische Flora in die Erscheinung traten. Nur die Willkür einiger Geologen, die die Identifizierung der die Pflanzen bergenden Schichten auf Grund der petrographischen Verhältnisse und der Lagerungsverhältnisse sicher vornehmen zu können glaubten, hat die wahre Erkenntnis bei uns verhindert bezw. aufgehalten.

Die älteren Devonfloren, d. h. die Devonfloren mit Ausnahme der Oberdevonfloren, sind uns, wie schon eben angedeutet wurde, gerade in der neueren Zeit durch verschiedene Arbeiten genauer bekannt geworden. Es sind einmal die früher von Stur (als silurisch), später 1904 von Potonié und Bernard beschriebenen zahlreichen Pflanzenreste des böhmischen Mitteldevons (Etage Hh1) zu nennen, ferner die von den Norwegern und Schweden entdeckten und beschriebenen Devonfloren aus Norwegen sowie einige kleinere Arbeiten über englische und französische Devonpflanzen, insbesondere aber die glänzenden Untersuchungen von Kidston und Lang[1]), die in einem Hornstein aus dem älteren Oldred in Schottland zahlreiche Pflanzenreste mit Struktur in autochthoner Lagerung entdeckten und beschrieben. Bei der Wichtigkeit dieser Pflanzen und der geringeren Zugänglichkeit der englischen Literatur für viele unter den heutigen Umständen, wollen wir noch etwas näher als S. 37 auf diese Pflanzen eingehen, wo schon davon die Rede war; in der dritten Auflage der „Studies in fossil Botany" von D. H. Scott sind sie bereits ausgiebig beschrieben. Es sind ins-

[1]) Transact. Roy. Soc. Edinburgh, 51/52, 1917—1921.

besondere drei Formen darin vertreten, von denen zwei einander äußerlich weitgehend gleichen, während eine dritte, nur in den unteren Schichten sich findende kompliziertere Struktur aufweist. Die ersten beiden, *Rhynia* und bis auf die abweichenden Sporangien auch *Hornea*, können kurzweg als noch mit Struktur erhaltene Psilophyten (Abb. 12, 14) bezeichnet werden. Die Psilophyten bildeten, wenn man so sagen darf, in der älteren Devonflora den ruhenden Pol in der Erscheinungen Flucht. Man findet sie an den verschiedensten Stellen der Erde, von wo ältere Devonfloren bekannt geworden sind. Sie stellen sich im ganzen so dar, wie sie schon der alte Dawson beschrieben hatte, als unregelmäßig verzweigte runde Stengel, die z. T. mit kleinen dornähnlichen, bis zu gewissem Grade auch blattähnlichen Anhängseln mehr oder weniger dicht besetzt waren, z. T. aber ganz „nackt" waren (*ψιλος* nackt, *φυτον* Gewächs) und auf der unregelmäßig chagrinierten Stengeloberfläche in unregelmäßigen Abständen kleine Auswüchse trugen; an Terminalstücken des Stengels finden sich die länglichen Sporangien. Im großen und ganzen sehen äußerlich die als *Hornea* und *Rhynia* bezeichneten verkieselten Pflanzen auch so aus, sie gestatten jedoch infolge der erhaltenen anatomischen Struktur noch weit genaueren Einblick in die Einzelheiten dieser Pflanzen[1]). Die Stengel waren rund und im Innern mit einem parenchymatischen Grundgewebe erfüllt, ohne jede Spur von Skelettelementen (Abb. 12). Im Zentrum zeigt sich ein einfaches, aus wenigen Tracheiden bestehendes Leitbündel, von dem in die kleinen Auswüchse bezw. „blattartigen" dornigen Anhängsel aber keine Blattspuren abgegeben wurden, woraus sich zugleich ergibt, daß diese Organe, wenn sie auch in kohligen Abdrücken öfter wie solche aussehen, in der Tat keine Blätter waren. Dies kann man auch schon daraus entnehmen, daß man noch niemals in diesen „Blättern" in Abdrücken irgend eine Spur einer Ader bemerkt hat, wogegen sich die Spur des zentralen Leitbündels auch bei den kohlig erhaltenen Psilophyten sehr wohl bemerkbar macht. Im Boden sind die Pflanzen mit einer Art Rhizom befestigt; eigentliche Wurzeln fehlen jedoch, statt ihrer bemerkt man septierte Wurzelhaare in der Form, wie sie bei den Moosen und bei wenigen Pteridophyten (Selaginellen z. B.) bekannt

[1]) Daß solche auch in Deutschland vorhanden sind, zeigt die Bearbeitung der von Kräusel u. Weyland in den Lenneschiefern gefundenen *Psilophytales* 1923 (Senckenbergiana, V, 5/6, S. 154 ff.). Der Formenreichtum der *Psilophytales* ist größer, als man nach den nichtssagenden Abdrücken denken möchte.

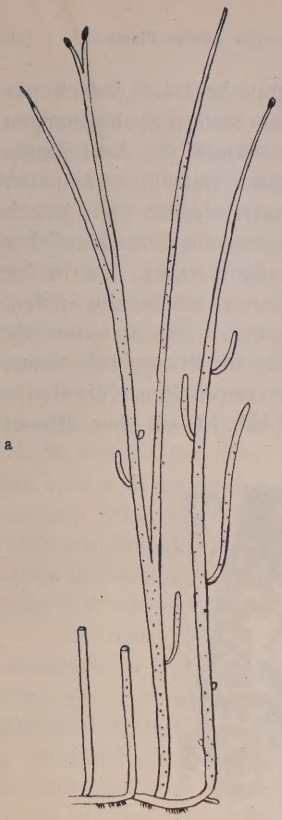


Abb. 12. *Rhynia Gwynne-Vaughani* Kidston u. Lang. Mittel-Devon: Schottland. a Rekonstruktion, etwas verkl. b Querschnitt des Stengels, vergr. Nach Kidston u. Lang.

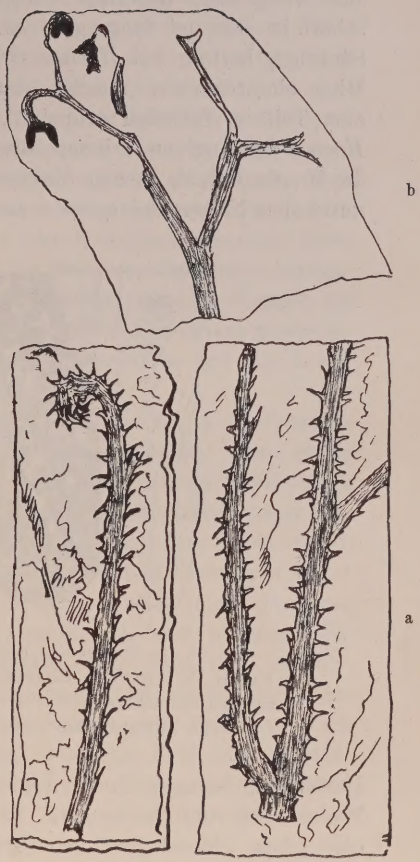


Abb. 13. a *Psilophyton princeps* Dawson. Aus dem nordamerikanischen Devon. b Sporangien von Psilophyten aus dem norwegischen Devon. Nach Dawson u. Halle.

sind. Ein Hautgewebe ist an den Stengeln bekannt, jedoch nur schwach entwickelt, und ebenso sind auch am Stengel Spaltöffnungen bemerkt worden; offenbar haben also die Stengel die Assimilation ihrerseits mitbesorgt. Die beiden genannten Gattungen ähnelten sich wie gesagt äußerlich weitgehend, unterschieden sich jedoch scharf im Bau der Sporangien, die bei *Rhynia* die Form länglicher Säckchen hatten, bei *Hornea* mehr gedrungen waren und in der Mitte ein „Säulchen" sterilen Gewebes besaßen, um das die Sporen, zum Teil in Tetraden gruppiert, herumsaßen. Die Struktur des *Hornea*-Sporangiums erinnert sowohl an die des Moossporogoniums, der Mooskapsel, als auch an die einer anderen Devonpflanze, die Halle unter dem Namen *Sporogonites exuberans* (Abb. 14) aus dem älteren

a b

Abb. 14. a *Sporogonites exuberans* Halle. Mittel-Devon: Röragen, Norwegen. b Längsschliff des Sporangiums von *Hornea* aus dem schottischen Mittel-Old-Red, vergr. Die Sporen umgeben eine Art „Mittelsäulchen". Nach Halle, Kidston u. Lang.

Devon von Röragen in Norwegen ausgegraben und in mühevoller Weise näher untersucht hat. Es ist ein Fossil, das aussieht wie eine große „Mooskapsel mit Seta". Die Kapsel war mit Sporen erfüllt und ließ noch soviel von der Struktur sehen, daß man das Vorhandensein eines „Säulchens" (Columella) in der Kapsel sehr wohl erkennen konnte. Dies zusammen mit dem Äußeren der Pflanze rechtfertigt in der Tat die durch die Bezeichnung schon gegebene Vergleichung mit einem Moossporogon. Indes hat Halle selbst, da er keinerlei Moosartiges sonst in der Flora bemerkte, vor einer voreiligen Bewertung des Fossilfundes gewarnt, und die

Zukunft hat ihm Recht gegeben, indem sich durch die Erkennung der Struktur des *Hornea*-Sporangiums gezeigt hat, daß damals noch andere Gewächse als Moose eine „mooskapselartige" Struktur des Sporangiums aufzuweisen hatten. Trotz ihrer primitiven Struktur muß man die Psilophyten als primitive Pteridophyten ansprechen; sie sind höher organisiert als die Moose, da sie bereits ein differenziertes Leitbündel im Stengel besitzen, das mit Ring- oder Spiraltracheiden versehen ist. Abweichend und als primitiv aufzufassen ist die vollständig nackte, terminale Ausbildung der Sporangien, die bei den sonstigen Pteridophyten stets an Blattorgane geknüpft oder als Umwandlungsprodukte solcher erscheinen. Der Gedanke, den der verstorbene Arber ausgesprochen hat, daß es sich in diesen Gewächsen um Algen oder Halbalgen gehandelt habe, muß bei der komplizierten Struktur des Stengels entschieden zurückgewiesen werden; er ist bei ihm wohl mehr mit dem Wunsch als Vater des Gedankens entstanden, da er in der Devonflora gewissermaßen die sich aus den Wasseralgen entwickelnde auf das Landleben übergehende Primitivlandflora erblickt.

Die dritte Pflanze, die von Kidston und Lang in ebenfalls autochthoner Lagerung zusammen mit den vorigen und etwas tiefer als diese gefunden wurde, führt den Namen *Asteroxylon Mackiei.* Diese Pflanze unterscheidet sich von den früher genannten in verschiedener Beziehung. Sie ist größer, und ihre Konstruktion ist entschieden im allgemeinen komplizierter und fortgeschrittener als die der genannten Formen. Sie findet sich nicht in den jüngeren Horizonten der Hornsteinschichten, sondern in den unteren. Sie besteht aus den eigentlichen Luftstämmchen (Abb. 24b), die beblättert waren, den blattlosen Rhizomen und einer Übergangsregion. Während der Zusammenhang dieser drei Teile durch die Funde klar bewiesen wird, werden von dem Verf. noch andere ebendort gefundene Pflanzenteile dazu gerechnet, nämlich einmal Stengelorgane eigener Art, vielleicht Sporangienträger, und ferner Sporangien selbst. Die Rhizome sind etwa 1—5 mm dick und meist gabelig verzweigt. Eigentliche Wurzeln sind nicht vorhanden, und auch Rhizoiden, wie sie bei *Rhynia* angegeben werden, fehlen hier. Gewissermaßen einen Ersatz dafür bilden feinere Auszweigungen des Wurzelstocks, die nach Wurzelart auch in tote Gewebe abgestorbener Pflanzen hineingekrochen sind. Die innere Beschaffenheit des Wurzelstocks ähnelt der von *Rhynia.* Die eben genannte Übergangsregion zeigt von der Form des einfachen zylindrischen

Leitbündels des Wurzelstocks bereits Abweichungen, und dieses nimmt allmählich einen mehr sternförmig gelappten Querschnitt an (Abb. 4a), dessen Form in dem eigentlichen Stammteil darüber zur definitiven sternförmig-lappigen Ausbildung kommt. Die Oberfläche zeigt schuppige Blätter, die dicht gestellt sind. Die beblätterten Sprosse, die die eigentliche charakteristische Region der Pflanze ausmachen, unterscheiden sich besonders stark von den bedeutend einfacheren der früher genannten Psilophyten (*Rhynia* usw.). Die Sprosse sind 1 cm bis unter 1 mm dick, wobei die verschiedene Dicke wahrscheinlich in Beziehung zu der Region des Stämmchens steht, indem die äußersten die dünnsten waren. Die Blätter, von einfacher Gestalt, mit eiförmigem Querschnitt, sind etwa $^1/_2$ cm lang und geben den Sprossen etwa das Aussehen mancher *Lycopodium*-Stengel. Außerordentlich bemerkenswert ist, daß vom Zentralbündel zwar zu jedem Blatt eine Blattspur hinläuft, jedoch nicht in das Blatt selbst eintritt, so daß also diese Blätter ähnlich wie die Anhängsel oder Dörnchen der Psilophyten ader- bzw. leitbündellos bleiben. Das Leitbündel (die Stele) des Stengels hat nunmehr durchaus sternförmige Gestalt angenommen und ähnelt einerseits dem mancher fossilen Farne (Zygopterideen), anderseits demjenigen gewisser lebender Arten von *Lycopodium*. Merkwürdig genug ist, daß die gesamten Tracheiden des Leitbündels spiralverdickt sind, während man bei sonstigen Farngewächsen mindestens zum Teil Treppentracheiden zu finden gewohnt ist. Die Rinde besteht aus drei Zonen, von denen die mittlere besonders auffällt durch ihre lakunöse Struktur, die dadurch hervorgerufen wird, daß senkrecht gestellte Gewebeplatten in radialer Richtung angeordnet erscheinen, zwischen denen die genannten Lücken stehen bleiben. Die Blätter sowohl wie die Stämmchen dienten der Assimilation, wie an beiden vorkommende Spaltöffnungen beweisen, die etwas in die Oberfläche eingesenkt waren.

Die vorn genannten Achsenteile, die sehr wahrscheinlich Träger von Sporangien darstellen, und Sporangien selbst wurden in so enger Vergesellschaftung mit den Stammorganen gefunden, daß Kidston an einem Zusammenhang nicht zweifelt. Die Sporangien weichen von denen von *Rhynia* und *Hornea* ganz ab. Sie sind etwa 1 mm lang, bohnenförmig und öffneten sich entgegen denen der anderen Psilophytalen durch einen Spalt am breiteren Ende. Die Wandzellen waren wie bei Farnsporangien stark ver-

dickt, außer an der Öffnungsstelle, und die Sporen hatten das Aussehen von normalen Pteridophytensporen; sie stehen z. T. in Tetraden.

Die eben kurz beschriebene Pflanzenform zeigt, daß in dem Hornstein außer den sehr einfach organisierten Psilophyten (*Rhynia* usw.) auch schon etwas kompliziertere Pflanzen vorhanden waren, die allerdings in vieler Beziehung noch an sie erinnern und deswegen auch von den Verf. als zu derselben Gewächsreihe gehörig betrachtet werden. Höchst befremdlich bei dem genannten höher organisierten Typus *Asteroxylon* erscheint insbesondere das Verhalten der Blattspuren, die gewissermaßen vor dem Blatt Halt machen und die Blätter ähnlich wie die kleinen Anhängsel der Psilophyten und auch der Moose als außerordentlich primitiv erscheinen lassen. Primitiv erscheint auch die Struktur der Rhizome, die Abwesenheit von Wurzeln und die alleinige Anwesenheit von spiralig verdickten Tracheiden im Holzteil. Pteridophytenähnlich ist aber das Sporangium, spez. farnähnlich mit seinen verdickten Wandzellen; Sporophylle haben aber auch hier gefehlt. Was die Vegetationsbedingungen dieser Pflanzen anlangt, so muß schon nach dem Zusammenvorkommen mit den anderen genannten angenommen werden, daß sie mit diesen gleiche ökologische Bedingungen hatten und auf sumpfigem, zum Teil nassem Boden vegetierten; hierauf weist gerade besonders die lakunöse Struktur der Rinde hin.

Die Schichten, in denen diese sowie die Pflanzen von Röragen, des mittleren Norwegens sowie die der Etage Hh1 in Böhmen gefunden wurden, entsprechen dem mittleren Devon. Neuerdings hat sich die Erkenntnis Bahn gebrochen, daß auch die im Unterdevon bei uns in den sogenannten Haliseriten-Schiefern des rheinischen Schiefergebirges steckenden Haliseriten, Arthrostigmen nicht etwa Algen sind, wie noch H. Potonié und Steinmann annahmen; sie erklärten sie für etwa den Phaeophyceen (Brauntangen) verwandte Pflanzen. Ich hatte die Haliseriten (Lehrb. d. Paläobot. 1921, 2. Aufl., S. 25) zwar bei den Phaeophyceen aufgeführt, aber als unsicherer Stellung bezeichnet. Zweifellos hat Kräusel (Senckenbergiana 1923, V, S. 165 ff.) recht, sie nunmehr ebenfalls mit den *Psilophytales* in Verbindung zu bringen. —

Die ältere Devonflora gibt uns nun im Vergleich zu der nächst jüngeren und den jüngeren Floren überhaupt Hindeutungen und Fingerzeige, wie sich die Entwicklung der Landflora in den ältesten

Perioden überhaupt vollzogen haben wird. Es darf und soll keineswegs angenommen werden, daß diese altdevonischen Pflanzenformen etwa wirklich die ältesten Landpflanzen gewesen sind, die es gegeben hat. Man darf wohl annehmen, daß z. B. im Silur bereits eine Landflora von z. T. ähnlicher oder vielmehr noch primitiverer Art existiert haben wird, als uns diese Devonpflanzen nahelegen. Einen Hinweis in dieser Richtung hat uns vor kurzem ein Fund in dem Obersilur von Gotland gegeben, der von Halle (Svensk Bot. Tidskrift 1920, S. 258) bekannt gemacht wurde. Es ist ein zwar nicht bedeutender Rest, der aber immerhin erkennen läßt, daß es sich um eine Landpflanze handelt, die nach ihrem äußeren Habitus zu schließen im großen und ganzen den Eindruck der devonischen Psilophyten macht, und Halle hat sie deswegen auch mit dieser Gattung in Verbindung gebracht. Seward gibt ähnliche Dinge aus dem Obersilur von England an in seiner Presidential Address von 1923 (Proceed. London Geol. Soc. 79, 2, S. LXXXV, die sich mit den ältesten Landpflanzen befaßt). Bei der Frage der Entwicklung der einfachsten und ältesten Landpflanzen hat u. a. schon H. Potonié in Verbindung mit seiner Perikaulom-Hypothese die Meinung aufgestellt, daß die Landpflanzen von Wasserpflanzen abstammen und zwar von größeren gabelteiligen Algen, vom Habitus der Tange (Fucaceen) oder dgl. Arber (Devonian plants, Cambridge 1921, z. B. S. 70) gesteht am Schlusse seines Buches, daß er für die prinzipiellen Anschauungen Potoniés ist, „a view which we are inclined to support enthusiastically". Für die Herleitung der Landpflanzen aus Wasseralgen spricht sich auch in seinen verschiedenen Schriften O. Lignier aus, und auf noch mehr spekulativem Wege findet man diese Ansicht vertreten von Church (Subaerial transmigration, Oxford 1919?), wobei er wieder andere Wege im einzelnen geht und speziell die Rotalgen als Ausgangsformen heranzieht; er postuliert eine hypothetische Algenrasse, die, in ihrer Art höher organisiert als die bekannten, in der Eigenart ihrer Angehörigen eine Anzahl von Merkmalen bekannter Algengruppen vereinigte, die sie besonders zum Übergang zum Landleben geeignet machten. Die „subaerial transmigration" selber, die Zeit des Übergangs in das Luftleben, verlegt er in eine sehr frühe Zeit, nämlich ins Präkambrium, aus dem man außer Problematica und ebenfalls problematischen „Bakterien" Walcotts kaum Pflanzen kennt, jedenfalls keine, die nur einigermaßen diesem Bilde entsprächen. Wie dem

auch sei, der Kern der Anschauungen dieser u. a. Forscher, der sich letzten Endes auch mit den Ansichten J. Walthers deckt, ist offenbar richtig, insoweit die vorhandenen paläontologischen Daten selbst nahelegen, die Luftflora von der Wasserflora herzuleiten. In den Gang dieser Entwicklung leuchtet die Eigenart der altdevonischen Flora hinein, wenn auch erst in ihre späteren Stadien.

Die folgenden Betrachtungen sollen einen Einblick in die Umstellungen und Neuanpassungen geben, die sich für die Pflanzenwelt bei und nach dem Übertritt aufs Land ergaben, und beleuchten, wie die Pflanzenwelt auf die neu sich bietenden Erfordernisse reagierte, sich dem Luftleben sukzessive anpaßte. Sicher ist dabei, daß der Übergang zum Luft- und Landleben über lange Stufen von amphibischem Dasein gegangen ist.

Betrachten wir zunächst, was für neue Bedingungen und Anforderungen für die Pflanzen das Leben in dem neuen Medium, der Luft, mit sich brachte. Das Wasser spielt für die Wasserpflanzen nicht nur die Rolle des nährenden, sondern auch des tragenden Elements. Wir finden daher bei den Wasserpflanzen festigende, tragende Skelett- oder Holzkörper gar nicht oder nur untergeordnet ausgeprägt. Man wird sich die ersten Landpflanzen vorstellen können als kriechende niedrige Gewächse, die erst allmählich ihre Organe höher in ihr neues Lebenselement, die Luft, emporzurecken versuchten. Es erwies sich nun für die Pflanzen je länger, je mehr als praktisch und durchaus nötig, schon um in Form verschieden hoher Gewächstypen den Luftraum (ähnlich wie den Wasserraum) besser auszunutzen, ihren Körper allmählich immer weiter in die Höhe zu recken, d. h. allmählich das Aussehen von größeren krautigen und schließlich strauchigen und baumförmigen Gewächsen anzunehmen. Bei der Annahme der Abstammung von algenartigen Gewächsen wird ursprünglich noch keine Differenzierung in Stengel- und Blattorgane anzunehmen sein, sondern die im ganzen in Form von mehr oder weniger nackten Stengeln ausgebildete Pflanze wird die Ernährung, Atmung und Assimilation von denselben Teilen haben besorgen lassen, die zugleich als Träger der Gesamtpflanze dienten. Im Laufe der Zeit wird sich dann eine Arbeitsteilung bemerkbar gemacht und ausgebildet haben. Gemäß ihrem Charakter wird stengelig ausgebildeten Organen die Tätigkeit des Tragens zugewiesen worden sein, während für die Assimilation besondere Anhangsorgane ausgebildet wurden, die zugleich die der Luft dar-

gebotene Oberfläche vergrößerten[1]). Diese Primitivblätter werden vielleicht zunächst klein und schuppig oder ähnlich gewesen sein, und erst später werden größere Blattflächen differenzierter Art aufgetreten sein, wie wir sie etwa bei den Farnen, den Laubbäumen usw. kennen. Beim Höherwachsen der Stengelorgane und bei der stärkeren Ausbildung des Blatt-, Blüten- und Fruchtsystems wird die Beanspruchung der tragenden Stengelteile eine allmählich immer stärkere geworden sein; die Pflanze wird dadurch genötigt worden sein, die Tragfähigkeit der Stengel, insbesondere der Hauptstengel entsprechend zu verstärken und diese in entsprechender Weise auszurüsten, zu konstruieren. Wir können hierbei in der Pflanzenwelt zur Erreichung dieses Zieles einen doppelten Weg erkennen, der sich nach der Beschaffenheit der Gesamtstengelstruktur oder, wie wir jetzt sagen können, Stammstruktur, richtet. Der eine Weg bestand darin, daß ähnlich, wie es bei den Farnen, den Monokotylen usw. der Fall ist, ein System von einzelnen getrennten Leitbündeln im Stamme bestehen blieb und der Stamm einen ständigen nachträglichen Dickenzuwachs nicht erhielt. In diesem Falle erreichte die Pflanze ihren Zweck, indem sie für die senkrecht stehenden tragenden Organe genau wie der Ingenieur das System der hohlen Säule wählte und die eigentlich festigenden Skelettelemente an die Peripherie des Stengels legte. Der andere Weg war der, daß, wie noch jetzt bei den meisten Nadel- und Laubbäumen, ein nachträglich in die Dicke wachsender Holzkörper (seltener Rindenkörper: Lepidophyten) gebildet wurde, der durch ein konzentrisch gelegenes, ständig nach außen sich verschiebendes Bildungsgewebe (Cambium) erzeugt wird, das nach innen Holzzellen, nach außen Rindenzellen abscheidet.

Auf die weiteren Komplikationen, die nun ihrerseits im Laufe der Entwicklung die weiteren Einzelorgane der Pflanze erlitten haben, wollen wir uns hier zunächst nicht weiter einlassen, sondern uns wesentlich darauf beschränken, nunmehr nachzusehen, inwieweit

---

[1]) Die Tendenz hierzu war auch für die Wasserpflanzen gegeben, und manche Tange, Braun- und Rottange, haben eine Art Sonderung des Körpers in stengel- und blattartige flächige Organe eintreten lassen. Die Luftpflanze muß aber für flächig ausgebildete, blattartige Organe natürlich ganz andere Vorrichtungen schaffen, um in der Luft die Blätter aufrecht oder wagerecht zu halten; und offenbar hat die Pflanze lange gebraucht, um die entsprechende Ausrüstung der Blattorgane in der spezifisch leichten Luft zu schaffen.

sich die theoretischen Betrachtungen in der Praxis durch die fossilen Funde bestätigt finden. Gerade die neueren verschiedenen Untersuchungen über die ältere devonische Flora sind es, die im wesentlichen die Realisierung der obigen mehr theoretischen Erfordernisse darstellen.

Über die Anfänge der Landflora sind wir leider, was das überlieferte Tatsachenmaterial anlangt, im Dunkeln. Die ältesten Pflanzenspuren, die man als Landpflanzen ansehen kann, stammen, wie schon hervorgehoben, aus dem Obersilur; sie scheinen, den sehr spärlichen Resten nach zu urteilen, nicht sehr verschieden von gewissen Psilophyten des Devons zu sein. Im Unterdevon sind es bei uns fast nur die als Haliserites und Arthrostigma bezeichneten Dinge, die man sicher mit Recht jetzt als mit den *Psilophytales* verwandt ansieht. Sie waren sicher wenig stabile, krautige, niedrige Gewächse. Aber auch noch im Mitteldevon war die Übermasse der Vegetation offenbar klein und krautig. Außerordentlich primitiv und einfach war die Stengelstruktur der Psilophyten. Keinerlei festigende Skelettelemente, keinerlei Blätter oder, wenn man diese als einen Anfang davon ansehen will, höchstens die kleinen dornigen Anhängsel an dem Stengel erinnern an etwas Blattartiges, während andere Pflanzen, wie das genannte *Asteroxylon*, schon eine Art von primitiver moosartiger Beblätterung aufweisen. Im Mitteldevon machen sich einzelne größere Pflanzen bemerkbar, die auch mit spreitigen Blättern versehen sind (*Barrandeina*), und ferner Pflanzen, die wie *Pseudosporochnus* des böhmischen Mitteldevons wohl mehrere Meter Höhe erreichten. Der höchste „Baum" aus dem Mitteldevon ist immer noch die „*Archaeosigillaria" primaeva* White aus dem oberen Mitteldevon des Staates New York mit eigentümlichen lepidophytenartigen Skulpturen auf der Stammoberfläche; das jetzt noch ca. 3 m hohe Fossil hat eine ursprüngliche Höhe von ca. 5 m besessen. In dieser Periode muß sich auch bereits das sekundäre Dickenwachstum ausgebildet haben. Das beweisen die Befunde von Kräusel an *Aneurophyton* aus den Elberfelder Lenneschiefern (1923) und die Befunde von Kidston und bereits früheren Untersuchern an *Palaeopitys* (1923). Bei der letzteren habe ich leider aus der Literatur nicht entnehmen können, ob sie aus dem Mitteldevon oder etwa schon Oberdevon stammt. Aus dem älteren Oberdevon liegt aus Deutschland ein Fund aus den Nehdener Schiefern vor, eine Inkrustation mit Stücken eines typischen sekundären Holzkörpers, die mir schon lange bekannt ist

(leg. Dr. Henke). Bei derartiger Vorbereitung im Mitteldevon ist es nicht erstaunlich, daß im Oberdevon von Nordamerika (Indiana Black shale, etwa vom Alter der Geneseeschiefer, älterem Oberdevon) bereits mächtige Stämme mit sekundärem Zuwachs lokal auftauchen (Elkins und Wieland, Amer. Journ. Sci. 38, 1914, S. 65 ff.) Alles in allem erweist sich unseren vorn gemachten theoretischen Forderungen entsprechend die älteste bekannte Landflora als im ganzen klein, krautig, mit nur wenigen oder keinen Festigungselementen versehen und mit außerordentlich gering differenzierter Beblätterung. Ein ganz anderes Bild gewinnen wir von der oberdevonischen Flora. H. Potonié hatte diese Verschiedenheiten auch durch die Aufnahme der Bezeichnung von Lignier charakterisiert, indem er von einer älteren mikrophyllen und einer jüngeren makrophyllen Flora sprach. Anders ausgedrückt: der Gegensatz der jüngeren oberdevonischen Flora gegen die ältere ist ein ganz eminenter. Im Oberdevon treten schon eine ganze Reihe von Pflanzen auf, die bereits eine Beblätterung und eine Ausbildung der Blattspreite hoch entwickelter Art etwa wie bei Farnkräutern zeigen: ein weiterer Schritt der Arbeitsteilung, wie wir sie vorn theoretisch uns gedacht hatten, ist vollzogen. Auch was die Komplikation der Stengelstruktur, die Ausbildung der Stengelorgane zu besonderen Trageorganen anlangt, so scheint sie im Oberdevon bereits in dem beiderseitigen Sinne vollzogen zu sein, wie wir vorn betrachtet hatten. Wir wissen einmal, daß schon im Oberdevon sich Gewächse mit echtem großem Holzkörper gefunden haben, der nur durch einen nachträglichen Zuwachs von der Art verstanden werden kann, wie ihn heute noch die meisten unserer Bäume zeigen. Aber auch der andere Weg, die Verlegung von Skelettelementen an die Peripherie der Stengelorgane, muß bereits mindestens im Oberdevon in ausgiebigem Maße vollzogen gewesen sein, da uns aus der unmittelbar darauf folgenden Unter-Kulmflora eine ganze Menge von Gewächsen bekannt sind, die diese Art Stengelbau zeigen. Sowohl die Größe einzelner im Oberdevon charakteristischer Pflanzengruppen als auch die genannten gefundenen großen Holzstämme beweisen ferner, daß große mehr oder weniger baumförmige Gewächse damals bereits häufig waren. Fassen wir die großen Züge dieses Entwicklungsbildes zusammen, so läßt sich nicht leugnen, daß nach den gemachten Funden die Entwicklung der Landpflanze von der Wasserpflanze sich etwa in dem Sinne vollzogen zu haben scheint, wie wir es vorn angenommen hatten. Zwar sind die

Stadien der ersten Landflora uns nicht bekannt; diese dürfte in prädevonischen Schichten, etwa im Silur zu suchen sein. Bei der Art, wie wir uns diese Gewächse der Größe und der Konstruktion nach vorzustellen haben, werden es kleinere, zartere gewesen sein, mit wenig resistenzfähigen Zellenelementen im Körper, also wohl noch zarter und primitiver, „algenähnlicher" als die *Psilophytales* des Devons; wenigstens im Mitteldevon trägt die Pflanzenwelt ja schon vielmehr den Charakter einer Luft- und Landflora als den einer Wasserflora; mögen auch die niedrigeren Gewächse wie *Rhynia* und *Hornea* vielleicht noch mehr amphibisch gelebt haben, so sind im Mitteldevon Formen wie *Pseudosporochnus*, *Barrandeina*, „*Archaeosigillaria*" *primaeva* u. a. sicher echte Landpflanzen, die nicht subaquatisch vorgestellt werden dürfen.

Betrachten wir noch die weitere Entwicklung des assimilierenden Systems, also der Blätter der Pflanzen, so versteht sich diese ebenfalls als Anpassung an das Luftleben. Die ältesten spreitig ausgebildeten Blätter, gleichgültig welche Stellung die Pflanze im System einnimmt, zeigen ausnahmslos fächerig geaderte Blätter ohne Ausbildung einer Mittelader. Man beobachtet dies sowohl bei den ersten Spuren derartiger Pflanzen im Mitteldevon als auch bei den verschiedenen Typen mit größerer Blattspreite im Oberdevon. Sowohl *Psygmophyllum*- und die *Archaeopteris*- als auch die *Pseudobornia*-Blätter zeigen dieselbe Eigentümlichkeit, und auch unter den Kulmpflanzen bleibt diese Art der Aderung noch herrschend. Die geringe damit verbundene Arbeitsökonomie führt bald dazu, daß etwa seit dem Kulm Blätter auftreten, bei denen es zur Bildung einer ausgesprochenen Mittelader kommt, also gewissermaßen eines Zentralstranges, von dem die geleiteten Stoffe auf feinere Seitenstränge verteilt werden. Dieses Prinzip ist das der fiedrigen Aderung. Einen Schritt weiter führt noch die Art der einfachen Maschenaderung (Abb. 15), bei der die Seitenadern gewissermaßen miteinander in Kommunikation treten. Auch diese Aderung erscheint wieder später als die fiedrige, und zwar sind die ältesten derartigen Pflanzen eine *Linopteris*-Art, denen bald darauf andere *Linopteris*- und die *Lonchopteris*-Arten ebenfalls noch im mittleren produktiven Karbon folgen. Erst viel später tritt der Typus der zusammengesetzten Maschenaderung auf, wie wir ihn heute außer bei einigen Farnen noch bei den zahlreichen Laubbäumen und sonstigen dikotylen Pflanzen vertreten haben. Bei der Aderungsausbildung verfolgt die Pflanze ja einen doppelten

Zweck, einmal eine praktische Verteilung der zu leitenden Stoffe über die Blattfläche und zweitens einen Schutz derselben gegen Zerreißung und Zerstörung durch mechanische Eingriffe, insbesondere Wind und Niederschlagswirkungen, Faktoren, die bei den im Wasser lebenden Pflanzen nicht oder bedeutend weniger in Frage kommen. Die Ausbildung der Blattformen mit all ihren Struktureigentümlichkeiten ist also letzten Endes ganz gut als eine Wirkung des Lebens in der Luft anzusehen. Im wesentlichen waren diejenigen Errungenschaften unserer heutigen Pflanzen, was die Anpassung an das Luftleben betrifft, offenbar im Karbon selbst schon erreicht. Eine ganze Anzahl großer baumförmiger Pflanzen mit sekundärem Dickenwachstum im Stamme mit mächtigen spreitigen

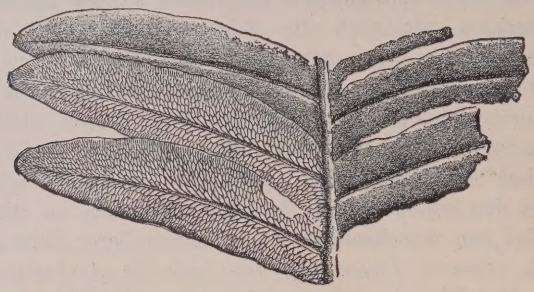


Abb. 15. Blatt mit einfacher Maschenaderung (*Lonchopteris*) aus dem mittleren Oberkarbon.

Blattflächen neben solchen, die mehr krautig-niedrig erscheinen und solchen, die zwar mehr kleine Bäumchen oder Bäume darstellten, aber ihren Stamm ohne ein solches Dickenwachstum herrichteten, traten nebeneinander auf. Mit den letzteren sind u. a. die Farnbäume gemeint, die auch in echt versteinerter Form unter dem Namen Psaronien schon lange dem Naturkundigen bekannt waren. Diese Farnbäume selbst boten bis auf die zweizeilig beblätterten Megaphyten psysiognomisch durchaus dasselbe Bild dar, wie es heutige Farnbäume dartun, unbeschadet gewisser struktureller Eigentümlichkeiten der Psaronien, insbesondere des heute unbekannten Wurzelbindegewebes. Alles in allem kann die Karbonflora nur verstanden werden als eine dem Luftleben bereits in ausgezeichnetster Weise angepaßte Flora. Das, was Walther für die Steinkohlenflora annimmt, daß sie die aufs Land übergehende Wasserflora darstelle, die diejenigen suchen müssen, die die Land-

flora selbst von den Wasserpflanzen insbesondere den Meeresalgen ableiten, trifft viel eher für die Devonflora zu, von der man, wie wir vorhin betonten, den Eindruck abgewinnt, als ob ihre Anpassung an das Luftleben mit den sich daraus ergebenden Konsequenzen noch im Fluß begriffen sei. Für die Steinkohlenflora ist diese Annahme indiskutabel.

Am Schluß dieses Abschnittes seien noch einige Bemerkungen über andere in der Devonflora schon angedeutete Eigentümlichkeiten der späteren Pflanzenwelt erlaubt. Die fortschreitende Arbeitsteilung bei den Pflanzen führte auch bei vielen späteren

Abb. 16. a *Bröggeria norvegica* Nathorst, älteste bekannte zapfenförmige Fruktifikation. b *Hyenia sphenophylloides* Nathorst, norwegisches Devon, ca. $^1/_2$. Nach Nathorst.

Pflanzen dazu, die Fruktifikationsorgane in besonderen Organen zusammenzufassen, sie in solchen Organen gewissermaßen zu konzentrieren. Schon bei den Pteridophyten versteht sich in diesem Sinne die Herausbildung der als Zapfen bezeichneten Organe, die später auch bei höher im System stehenden Gewächsen sehr häufig bemerkbar sind, nämlich sowohl bei den eigentlichen darnach benannten „Zapfenträgern", den Koniferen, als auch bei gewissen Angiospermen. Bei den Pteridophyten tritt Zapfenbildung z. B. bei den *Lycopodiales*, bei den Articulaten (*Equisetales*, *Sphenophyllales*, Pseudobornien) und möglicherweise auch wohl bei den Pteridospermen auf. Es ist interessant, daß diese Einrichtung ebenfalls

in der mittleren Devonflora (wahrscheinlich gehören die Schichten dem oberen Mitteldevon an) zuerst wahrnehmbar wird. Aus dem westlichen Norwegen hat Nathorst die als *Bröggeria norvegica* (Abb. 16) beschriebene Pflanze bekannt gemacht, die die älteste bekannte mit regulären Zapfen darstellt (Bergens Museums Aarbok, 1914/15, Nr. 9, S. 21). Auch einige der von Potonié-Bernard a. a. O. 1904 angegebenen, etwas älteren Devonpflanzen aus der Etage Hh1 in Böhmen zeigen bereits Tendenz zur Zapfenbildung (Fig. 105: *Lycopodites hostimensis*; Fig. 123 [unbestimmbar]; Fig. 156: *Coniferites Fritschi*), allerdings weniger klar. Im Oberdevon sind Zapfenfruktifikationen häufiger; namentlich die von *Pseudobornia* sind zu nennen.

Eine eigentümliche Gruppe von z. T. außerordentlicher Rassenkonstanz bilden die schon im Karbon in mehreren Sippen ausgebildeten Articulaten mit ihren gegliederten Stengeln. Im Oberdevon war dieser Gewächstypus wenigstens lokal schon sehr gut ausgebildet (erste Sphenophyllen, *Pseudobornia*). Auch diese eigentümliche Organisation erscheint im Mitteldevon in Vorstufen. Es ist einmal das *Psilophyton bohemicum* Stur sp., das Potonié und Bernard a. a. O. S. 58 beschrieben haben, und dann besonders die *Hyenia sphenophylloides* aus dem westlichen Norwegen (Nathorst a. a. O. S. 22), deren Aussehen Nathorst in dem Namen verewigt hat (Abb. 16). Es ist bei diesen Pflanzen noch nicht zur eigentlichen Stengelgliederung gekommen; diese erscheint aber unverkennbar angedeutet.

b) Die Karbonflora oder Steinkohlenflora

Wir widmen zunächst ein paar Worte der altkarbonischen oder Kulmflora. Wir wissen, daß trotz vieler Besonderheiten sie im großen und ganzen nicht nur physiognomisch, sondern auch, was die systematische Stellung der darin vertretenen Pflanzen anlangt, aufs engste mit der eigentlichen Steinkohlenflora zusammenhängt. Eine Anzahl von Pflanzengruppen, die im Oberdevon noch nicht oder nur andeutungsweise vertreten waren, finden sich im Kulm bereits in reichster Ausbildung vor, wie die Lepidodendren, neben denen allerdings Sigillarien kaum zu bemerken sind, ferner verschiedene Farne und zahlreiche Pteridospermen, auch einzelne Sphenophyllen und Kalamiten in mehrfachen Formen. Außer in mancher systematischen Beziehung unterscheidet sich pflanzengeographisch-biologisch die Kulmflora von der eigentlichen Stein-

kohlenflora noch dadurch, daß es gelungen ist, sie über ein viel größeres Areal auf der Erdoberfläche nachzuweisen als die Karbonflora selbst, obwohl im ganzen die Pflanzenfunde kulmischen Charakters an Zahl und Bedeutung ja keineswegs an die der eigentlichen Steinkohlenflora heranreichen. Wenn auch die Pflanzenfunde an manchen Orten verhältnismäßig spärlich und sehr ergänzungsbedürftig sind, so hat sich doch an den verschiedensten Punkten der Erde der kulmische Charakter der Flora leicht erkennen lassen; und in Summa genommen umfassen, wie angedeutet, diese Fundpunkte ein größeres Areal, als die eigentliche Steinkohlenflora selber einnimmt. Wir kennen Kulmpflanzen aus dem hohen Norden von Spitzbergen, Grönland (hier von 81° nördlicher Breite), aus Mitteleuropa von den verschiedensten Punkten, von der Halbinsel Sinai, aus Nordamerika, Spuren davon aus Asien und, wenn man die australische nicht sicher als oberdevonisch anzusprechende oben erwähnte Flora dazu rechnet, auch von dort[1]); sicher aber aus Südamerika, wo aus Peru und aus Argentinien Funde bekannt geworden sind, die zum Teil sogar dieselben Arten wie unsere Kulmflora zeigen sollen. Wenn man auch manchen Einzelbestimmungen mancher Autoren mit einer gewissen Reserve gegenüberstehen wird, so ist doch eine Verkennung mancher Formen wie der Lepidodendren oder der Asterocalamiten wohl nicht gut möglich, und so haben wir ähnlich wie für die Oberdevonflora das bemerkenswerte Faktum einer weltweit über die Erdoberfläche verbreiteten mindestens physiognomisch gleichen Flora vor uns. Aus dieser wie auch aus der oberdevonischen Flora können wir daher nur folgern, daß an den Fund- bezw. Wachstumspunkten dieser Flora im ganzen ähnliche Vegetationsbedingungen bestanden haben müssen. Und so kommen wir wie bei der Oberdevonflora bei der Betrachtung dieser noch zu den alten Landfloren gehörigen Pflanzenwelt zu dem Problem eines gleichförmigeren Klimas auf der ganzen Erdkugel oder genauer gesagt, eines gleichförmigeren Klimas an den verschiedensten Punkten der Erdkugel, soweit sie etwa in gleicher Höhenlage oder in sonst ähnlichen Bedingungen gelegen haben. Die Funde der Oberdevon- wie der Kulmflora im hohen Norden zeigen bereits das Gesicht des Problems, das wir im Kapitel 5 und 6 bereits für die jüngeren Floren etwa bis zum Jura betrachtet hatten, wo ebenfalls das Fehlen zonaler Klimagliederung und das offenbare

[1]) Die von Osborn und Sahni dort angegebene *Clepsydropsis* spricht eher für Kulm.

Fehlen einer nennenswerten Vereisung der Polarkalotten gefolgert werden mußte. Man kann sagen, daß seit diesen Perioden man beinahe in allen Formationen mit reichlichen Pflanzenfunden außer den jüngsten von diesem Problem nicht mehr losgelassen wird. Wir begegnen ihm auch wieder bei der eigentlichen Steinkohlenflora selber.

Was die Wachstumsverhältnisse der älteren Steinkohlenflora im einzelnen anlangt, so kann man diese offenbar nicht nennenswert anders bewerten, als die der Steinkohlenflora überhaupt. Auch im Kulm finden sich, wenn auch seltener Vorkommnisse von autochthonen Steinkohlenpflanzen, Lepidodendren; wenn im allgemeinen die Kulmpflanzen weniger zahlreich und schlechter erhalten sind als die späteren, so liegt dies an den unruhigen Sedimentationsbedingungen vieler Kulmpflanzenfundorte. Daß es im Kulm trotz des Vorhandenseins einer offenbar gar nicht ungünstig vegetierenden Flora nicht zur Ablagerung von Kohlenlagern nennenswerter Art gekommen ist, liegt wohl in erster Linie an dem eben bemerkten Grunde, der uns Gebiete mit Moorbildung kaum überliefert hat, und ferner daran, daß die ausgedehnten Senkungsgebiete, die die Hauptvorbedingung zur Entstehung größerer Steinkohlenablagerungen und Flözfolgen bilden, im Kulm gefehlt haben oder uns nicht bekannt sind. Kohlenschmitzen fehlen ja keineswegs. Wir können nach dem eben Gesagten auf eine nähere biologische Betrachtung der Kulmflora verzichten, da offenbar in den Auseinandersetzungen über die eigentliche Steinkohlenflora im großen und ganzen die Biologie der Kulmflora mitbetroffen werden wird.

Über die Biologie der eigentlichen Steinkohlenflora ist schon in Kap. 2 und 3 gelegentlich die Rede gewesen. Das dort Angeführte soll hier nicht unnötig wiederholt werden, sondern hier sollen weitere Einzelheiten und Eigentümlichkeiten sowie ausführlicherer Darstellung würdige Probleme behandelt werden. Zunächst wird noch etwas genauer auf die Anschauungen von J. Walther einzugehen sein[1]), die er in seiner „Allgemeinen Palaeontologie“ vertritt. Walther nimmt im Gegensatz zum Verfasser und wohl den meisten Autoren an, daß die großen karbonischen Pflanzen unter dem Wasser gelebt haben, wobei „die Schachtelbäume, Sigillarien, Schuppenbäume und einzelne Farnblattgewächse sich schon über das Sumpfgebiet der Kohlenbecken erhoben haben mögen“. . .

[1]) Vgl. auch Gothan, Glückauf, 1923, S. 385 ff.

Er fügt hinzu „für das Leben der meisten karbonischen Pflanzen unter Wasser spricht auch die von Reis, Barrois und anderen hervorgehobene Tatsache, daß manche Farnblätter mit kleinen Kalkröhren von Paläorbis besetzt sind, einem nur unter dem Meeresspiegel lebenden Tier, und daß ähnliche Schälchen, die auf rezenten Tangblättern wachsen, zwei Windungen in 6 bis 8 Wochen bilden. Diese Farnblattgewächse müssen also mindestens 6 Wochen unter dem Spiegel des salzigen Meer- oder Brackwassers gewachsen sein". Im Zusammenhang damit glaubt Walther, daß „die Masse" der dichten Steinkohle von anderen vergänglichen Wasserpflanzen[1]) gebildet worden ist, die unter dem Wasserspiegel in dichtem Rasen wachsend, durch ihre rasche Vermehrung und ihren raschen Zerfall so ungeheuere Massen von Pflanzenmoder bildeten". Diese Anschauungen, auf deren weitere von Walther gezogene Konsequenzen wir hier nicht näher eingehen wollen (vgl. Walther a. a. O. I, S. 164 ff.), lassen sich außerordentlich leicht widerlegen. Aus dem Umstande des Vorkommens der *Spirorbis*-Schalen auf den Stengeln von Farnblättern und auch auf Stämmen der Steinkohlenpflanzen läßt sich natürlich für deren Lebensweise selber gar nichts folgern, da sich die Schalen auf losgerissenen verschwemmten Stücken finden; die Tiere haben sich auf solche Reste erst nach dem Hineinfallen ins Wasser gesetzt. Für die Kalamiten, Schuppenbäume usw. kommt überhaupt ein auch nur einigermaßen beträchtliches normales Wachstum des eigentlichen Stammes unter Wasser gar nicht in Frage, da sonst der bereits vollständig als Trageorgan ausgerüstete und dem Luftleben angepaßte Stammbau gar keinen Sinn hätte. Das, was Walther den Karbonpflanzen zuschreibt, ließe sich, wie wir bereits S. 94 betont haben, im Sinne eines amphibischen Lebens viel eher von den älteren Devonpflanzen behaupten, gegen deren Deutung als eine Vegetationsform, die die Anpassung vom Wasser an das Luftelement noch weiter durchzuführen sucht, sich wenig einwenden läßt, obwohl auch sie sicher schon größtenteils mehr Luftpflanzen waren. Gegen die theoretische Grundidee der Waltherschen Anschauungen überhaupt, wonach die Landflora als eine von Wasserpflanzen abstammende oder abzuleitende durch die Anpassung an das neue Lebenselement, die Luft, modifizierte Flora anzusehen ist, läßt sich wenig einwenden. Im Gegenteil ist dies sowohl von mehr spekulierenden

[1]) d. h. also nicht von den in Abdrücken usw. bekannten Lepidophyten, Kalamarien, Farnen usw., die bisher als Kohlenbildner angesehen wurden.

als auch mehr beschreibenden botanischen Forschern seit langem betont worden (s. S. 94). Es ist jedoch unrichtig, wenn Walther als die Flora, die, „das Wasser verlassend, sich auf das feste Land begibt", die Steinkohlenflora anspricht. Er sucht für seine Anschauungen auch noch geologische Momente anzuführen, und behauptet, daß alle präkarbonischen Kohlen mit marinen Gesteinen wechsellagern. Er sagt: „während die präkarbonen Kohlen als submarine Bildungen betrachtet werden müssen, zeigen sich die karbonisch-permischen Kohlen in sehr verschiedenem Lagerverband"; er meint hierbei das Vorkommen mariner Schichten in den sogenannten paralischen Steinkohlenbecken und das Fehlen solcher in den als rein terrestrisch zu bezeichnenden limnischen Steinkohlenbecken. Worauf er hinaus will, zeigt die Formulierung seines Satzes: „alle postkarbonen Kohlen sind außerhalb des Meeres entstanden, wechsellagern nicht mit marinen Schichten und sind ebensowenig mit mächtigen Trümmergesteinen verbunden". Man braucht nur einen Blick auf die Tatsächlichkeit zu werfen, um zu wissen, daß marine Schichten und größere Massen von Trümmergesteinen sehr wohl in Verbindung von mesozoischen und auch tertiären Kohlen auftreten. Man braucht sogar nur das engbegrenzte deutsche Heimatsgebiet zu bedenken, wo auch die Helmstedter Braunkohle u. a. ältere Braunkohlen von marinem Septarienton überlagert werden. Lenkt man seinen Blick etwas weiter, so sieht man, daß z. B. die Fünfkirchener Liaskohlen mit marinen Schichten zusammen vorkommen und von ähnlichen „Trümmergesteinen" begleitet sind wie im Karbon, und ähnliche Beispiele kann man, wenn man will, noch mehr finden. Es ist überhaupt ein Fehler vieler Betrachter des Kohlenproblems, daß sie sich zu sehr an das Bild der Steinkohlenflöze der Steinkohlenformation selber klammern. Mögen diese in den industriell heute am weitesten vorgeschrittenen und am frühesten in Angriff genommenen Gebieten die Hauptrolle spielen, so gibt es doch in anderen Erdteilen ebenfalls außerordentlich reiche Steinkohlenbildungen in anderen Formationen, z. B. in einer Periode, wo bei uns gerade die Steinkohlenbildung aufhört, im Permokarbon in Sibirien und Ostasien, und ebenso eine zweite Etappe der Kohlenbildung im Lias und Jura überhaupt. Die Frage der Entstehung einer reichen Flözfolge ist in erster Linie an die Voraussetzung des Vorhandenseins großer Senkungsgebiete gebunden, die sowohl die Bildung sumpfiger Becken erleichtern als auch für die Abführung der fertig gebildeten Kohlen

und klastischen Gesteine in die Tiefe sorgen, wenn man sich einmal etwas trivial ausdrücken will. Andere Vorstellungen, die von Walther entwickelt werden, müssen als geradezu grotesk bezeichnet werden. Er sagt z. B.: „wenn wir Reste derselben (nämlich der Schachtelbäume, Schuppenbäume usw., deren Gipfel nach Walther aus der allgemeinen Überschwemmung herausragten) mitten in der amorphen Kohle erkennen, so zeigt gerade diese Tatsache, daß die Masse der dichten Steinkohle von anderen vergänglichen Wasserpflanzen gebildet worden ist[1]), die unter dem Wasserspiegel . . . ungeheure Massen von Pflanzenmoder bildeten". Der Versuch Walthers, der in anderer Form vielleicht eher noch erweitert bei ihm an anderen Stellen wiederkehrt, zugunsten seiner Annahme der „Unter-Wasser-Karbonpflanzen" die in der Kohle enthaltenen Pflanzenreste, die mit den in den Hangend- oder Liegendgesteinen enthaltenen übereinstimmen, für Fremdkörper zu erklären, muß als sinnlos bezeichnet werden. Wahr ist, daß Stopes und Watson auf Grund der von ihnen untersuchten Stellen der englischen Dolomitknollen führenden Flöze nachweisen konnten, daß die Pflanzenreste, die in den Dolomitknollen enthalten sind, z. T. abweichen von den im unmittelbar Hangenden dieser selben Flöze an den betreffenden Stellen sich findenden Pflanzenresten (in den „roof nodules"). Wenn Walther etwa diese Beobachtung mit im Auge gehabt haben sollte, so hat er den Sinn davon offenbar mißverstanden. Denn es kann doch wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die im allgemeinen im Hangenden der Flöze sich findenden Pflanzenreste, zum Teil von außerordentlich guter Erhaltung, bei der Einbettung nur einen verhältnismäßig kurzen Transport erlitten haben, und daß eben die Pflanzen selber, von denen sie herkamen, an anderen Stellen desselben Kohlenflözes in diesem mit begraben sein müssen. Das läßt sich auch erkennen, wenn man wiederum auf die Dolomitknollen zurückgreift, die zum Teil tief im Flöz begraben liegen, also Pflanzen enthalten, die sicher geologisch oder mindestens menschlich gesprochen, beträchtlich älter waren als die an der jetzigen Oberfläche des Flözes bezw. im Hangenden eingebetteten Stücke. Es ist doch gerade das Bemerkenswerte bei der Vergleichung der strukturbietenden Reste in den Torfdolomiten und den als Abdruckformen eingebetteten, daß sich trotz der total verschiedenen Erhaltungsform nachweisen läßt, soweit eben ge-

[1]) Er meint wohl, daß die Lepidodendren usw. sonst in der amorphen Kohle auch sichtbar sein müßten.

nügendes Material zur Identifikation bisher vorliegt, daß die betreffenden Pflanzenformen übereinstimmen. Man kennt aus den Torfdolomiten z. B. verschiedene Kalamiten, Kalamitenblätter und -blüten, Lepidodendren und andere Schuppenbäume, die Vegetationsorgane der Pteridospermen und Samen davon, die Zygopterideen; bei diesen letzteren hat man neuerdings gerade wieder gesehen, daß die Schwierigkeit der Identifikation zwischen den beiden Erhaltungsformen wesentlich in der Tücke und Unvollkommenheit des Materials begründet liegt. Es finden sich darin auch Vegetationsorgane verschiedener anderer Pteridospermen, von Cordaiten usw., und, wenn auch als Abdrücke sowohl wie auch in Form strukturzeigenden Materials noch eine ganze Menge Pflanzenreste bekannt sind, die noch nicht in der einen oder anderen Form identifizierbar gewesen sind, so kann man daraus natürlich nicht folgern, daß im Steinkohlenflöz ganz anderes Pflanzenmaterial stäke als die Abdrücke zeigen. Die kurze Aufzählung der in den Torfdolomiten vorkommenden Pflanzen zeigt zur Genüge die Übereinstimmung der Pflanzen in den Torfdolomiten und in den Abdrücken. An einer anderen Stelle (S. 110) führt Walther die Häufigkeit schmaler mit parallelen Nerven versehener „flottierender" Blätter an und behauptet, daraus erkennen zu können, daß „diese ältesten Gefäßpflanzen aus dem Wasser kamen, im Sumpfboden wurzelten und nur mit ihrem Oberteil über dessen Spiegel emporragten". Mit demselben Recht könnte man aus der Häufigkeit solcher schmalen Blätter auch folgern, daß die betreffenden Pflanzen deswegen keine großflächigen Blätter ausgebildet haben, weil die Bodenbedingungen oder Klimabedingungen xerophytisch gewesen wären, also auf Wachstum in Trockenklima hinweisen. Diese Annahme ist ja oft genug von den Forschern gemacht worden, und in der Tat, wenn man sich die Blätter der Schuppenbäume genauer ansieht, so muß man gestehen, daß diese Anschauung viel mehr für sich hätte, als die Walthersche Folgerung, deren eigentlicher Sinn mir überhaupt verborgen geblieben ist. Man kennt aus strukturbietendem Material und aus Abdrücken ja zur Genüge die Blätter von Sigillarien und Lepidodendren und weiß, daß mindestens ein Teil von ihnen gar nichts „Blattartiges", „Bandförmiges" an sich hatte, sondern die Form fleischiger „Nadeln" besaß, die auf der Unterseite mit zwei Rillen versehen waren, in denen eingesenkt die Spaltöffnungen lagen. Ein Bau also, der in der Tat viel eher an xerophytische als an Sumpfpflanzen denken läßt. Auch die Blätter von Calamiten

(*Asterophyllites*), wie sie neuerdings von Thomas beschrieben worden sind, zeigen sich in Form dicklicher, viereckiger krummer Nadeln; für die Blätter beispielsweise der Cordaiten und mancher Pteridospermen muß man eine ledrige Beschaffenheit annehmen. Dieser xerophytische Bau mancher Karbonpflanzen, insbesondere der Blätter — von anderen Autoren werden noch andere gleichsinnig gedeutete Eigenschaften aufgezählt — bildete gerade für sie einen schwer zu vereinigenden Widerspruch mit der landläufigen offenbar richtigen und auch im Kern von Walther vertretenen Anschauung des Sumpfcharakters der Steinkohlenflora. Man hat, um sich aus diesem scheinbaren Dilemma herauszufinden, zu der Hilfshypothese gegriffen, daß im Boden der Steinkohlenvegetation noch Salzbestandteile vorhanden gewesen sein sollen, wobei man also aus den Xerophyten der Steinkohlenflora dann ja physiologisch und habituell zum Teil ähnliche Halophyten gemacht hätte. Indes kommt man mit dieser Verzweiflungshypothese nicht vom Fleck. Wenn auch die Darlegungen von Stopes und Watson es wahrscheinlich gemacht haben, daß wenigstens bei den Steinkohlenflözen mit Torfdolomiten das Salzwasser zu der Kohle selber oder zu deren Urmaterial nach der Ablagerung Zugang gehabt hat, so muß man das für einen großen Teil oder für die Mehrzahl der Flöze der Steinkohlenformation ablehnen. Es sind ja auch in den paralischen Becken wenige Flöze, bei denen wirklich marine Ablagerungen in unmittelbarer Nähe nachgewiesen sind. Und es gibt ganze Kohlenbecken, in denen marine Ablagerungen und Einschaltungen überhaupt fehlen, für die also die Annahme eines halophytischen Charakters des Karbonsumpfbodens von vornherein nicht in Frage kommt. Die Schwierigkeit, die das Vorkommen der genannten xerophytischen oder halophytischen Pflanzen in der Steinkohlenformation bietet, ist, wie ich schon an anderen Stellen betont habe, wahrscheinlich nur scheinbar. Auch heute zeigen eine große Anzahl von Moorpflanzen und von Pflanzen, die in durchaus feuchten klimatischen Verhältnissen wachsen, scheinbar xeromorphen Habitus. Wenn man die Beschreibungen der Reisenden und Botaniker von den tropischen oder subtropischen Regenwäldern durchliest, meint man, physiologisch die Steinkohlenvegetation beschrieben zu sehen. Neben einer oder richtiger gesagt: über einer vollständig hygrophilen Unterflora erheben sich Bäume, deren Blätter durch ihre harte ledrige Textur den Eindruck erwecken, daß es sich um halbxero-

phytische Hartlaubwälder handele, wenn man nicht aus dem rezenten Vorkommen wüßte, daß es sich im Gegenteil um alles andere als eine xerophile Vegetation handelt. Bei einem großen Teil, insbesondere der kleineren farnartigen Steinkohlengewächse, ist man wohl bisher stets auf den Gedanken eines Wachstums auf feuchtem Boden und in feuchter Luft gekommen, und die vorhin mitgeteilten Befunde in erster Linie an den baumförmigen Gewächsen strafen diese Anschauung auch nur scheinbar Lügen. Die Unter- und Oberflora verhält sich eben zum Teil ähnlich wie die scheinbare xerophile der zum Teil immergrünen Regenwälder der feuchtesten Gebiete, die wir auf der Erde haben. Wir wissen allerdings noch nicht, worauf dieser xeromorphe Charakter der Gewächse dort zurückgeht. Bei unseren hiesigen Moorpflanzen, insbesondere den Ericaceen der Hochmoorflora, bei der Stechpalme, ferner bei den Nadelhölzern denkt man mit Vorliebe daran, daß es sich um einen Schutz der Blätter dieser Gewächse gegen die winterliche Kälte handele, aber diese Annahme versagt gegenüber den xeromorphen Blättern der tropischen und subtropischen Regenwälder. Es ist nach meiner Ansicht so lange fruchtlos, sich um eine Erklärung dieses Phänomens der Steinkohlenflora zu bemühen, als es nicht gelungen ist, die ähnliche Erscheinung in der heute noch lebenden Flora begreiflich zu machen. Wir verzichten deswegen auf irgend welche von vornherein hypothetische Erklärungsversuche und begnügen uns mit der Aufzeigung eines in dieser Beziehung eine physiologische Analogie mit der Steinkohlenflora bietenden Vegetationstypus[1]).

Für die Beurteilung der Bodenverhältnisse der Steinkohlenpflanzen, wenigstens der größeren baumförmigen, sind auch in anderer Hinsicht noch die unterirdischen Organe von Interesse. Besonders lehrreich sind hier die Wurzelstöcke der Schuppenbäume der verschiedenen Formen, von denen wenigstens ein Teil der Lepidodendren und Sigillarien gleichförmig gestaltete Wurzelstöcke besessen zu haben scheinen. Man hat auf solchen unter dem Namen Stigmarien allbekannten Wurzelstöcken als Baumstümpfe besonders

[1]) Auch die „Xeromorphie" der heimischen Moorpflanzen gehört in diese Rubrik. Die Schimpersche Annahme „physiologischer Trockenheit" des Moorbodens (durch den Gehalt an Humussäuren) ist neuerdings wieder mehrfach Gegenstand von Versuchen und Erörterungen gewesen; sie kann wohl als überwunden gelten (s. Montfort, Ztschr. f. Bot. 1918, S. 257; Jahrb. wiss. Bot. 60, 1921, S. 184; zuletzt Stocker, Ztschr. f. Bot. 15, 1923, S. 1 ff).

Sigillarien aufsitzend gefunden, aber auch Lepidodendren (wie bei Chemnitz); daß diese ebenfalls als Stämme zu den genannten Wurzeln in Frage kommen, geht auch aus dem häufigen Vorkommen der Stigmarien in Schichten hervor, in denen Sigillarien kaum oder gar nicht vorkommen. Das Charakteristischste an diesen Stigmarien ist die horizontale Ausbreitung derselben im Boden. Die Stigmarien (Abb. 17) sind im großen und ganzen gablig verzweigt, wobei die ersten Gablungen außerordentlich

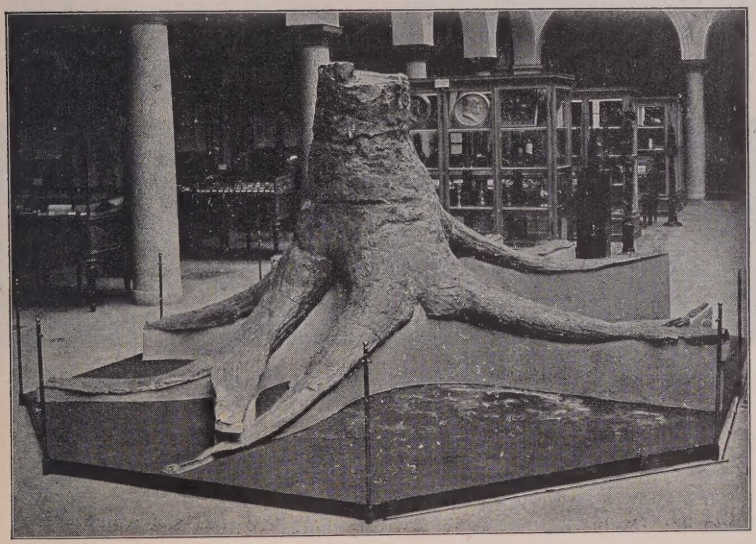


Abb. 17. Bild einer großen *Stigmaria* mit Stammstumpf. Karbon des Piesberges (Westfalen).

schnell aufeinanderfolgen, so daß die Stämme sich in der Horizontalen schnell in meist vier Hauptwurzelstöcke zu verzweigen scheinen, die dann langhin horizontal im Boden weiter verlaufen und sich später noch ein- oder zweimal oder vielleicht noch öfter gabeln können. Von ihnen gehen dann von den allseits sichtbaren runden Narben, die den Stigmarien zu ihrem Namen verholfen haben, kreuz und quer durch den Boden, eben das jetzige Gestein, die eigentlichen Wurzelanhängsel ab; diese geben durch ihren Verlauf dem Gestein eine so auffällige unregelmäßige Spaltbarkeit und Klüftigkeit, die den Bergleuten im Gegensatz zum Hangenden der

Kohlenflöze schon lange aufgefallen war. Aber nicht nur die eben genannten Lepidophyten, sondern auch andere größere Steinkohlengewächse zeigen einen horizontalen Wurzelverlauf, wie z. B. die Cordaiten usw. Die vielfachen Beobachtungen Grand Eurys und anderer Forscher zeigen dies zur Genüge. Man braucht nur seine „Flore fossile de la Loire“ und sein zuletzt vor dem Kriege in zwei Lieferungen erschienenes Werk: Recherches géobotaniques I, II, 1912/14 zu vergleichen, um die Wahrheit des Gesagten mehr als zur Genüge zu erkennen. Ein derartiger horizontaler Verlauf der Wurzelstöcke größerer Pflanzen gilt als Zeichen sumpfigen, schlammigen, nassen Bodens. Diese Horizontalwurzeln bilden einen wichtigen Beleg für die Sumpfigkeit des Untergrundes, auf dem

Abb. 18. Wurzelstock einer Moorkiefer mit exzentrisch verdickten Brettwurzeln

die Steinkohlenwaldflora erwuchs. Man ist vielleicht zunächst geneigt, diesen Umstand mit statischen Bedürfnissen der betreffenden Pflanzen in Beziehung zu bringen, da in schlüpfrigem, schlammigem, lockerem Boden die Bäume vermittels der horizontal ausgebreiteten Wurzeln besser Halt finden, als mit gerade in den Boden heruntergehenden Pfahlwurzeln oder dergl. Bei unseren Moorpflanzen — sowohl Flachmoorpflanzen wie z. B. bei in Mooren wachsenden Erlen, Birken und Kiefern, bei den in den tropischen Mooren vorkommenden Bäumen, ferner auch in den Zypressensümpfen des Atlantischen Nordamerikas, als auch bei dem Baumwuchs, der sich auf unseren Hochmooren bemerkbar macht — findet man dieselbe Erscheinung. Eine viel größere Rolle als das statische Moment spielt jedoch dabei das Sauerstoffbedürfnis der Wurzeln, die von der Pflanze möglichst nahe der Oberfläche angelegt und fortgeführt werden, um nicht in dem dichten, sauerstoffarmen Schlamm zu ersticken. In diesem Sinne versteht sich auch am besten die Anlage horizontaler, oft ganz exzentrisch konstruierter Brettwurzeln

(Abb. 18), die dadurch zustande kommen, daß die Oberseite der Wurzeln stark gefördert wird, um sie bei der fortschreitenden Anhöhung des Untergrundes der Oberfläche möglichst nahe zu halten. Besonders deutlich sprechen in dieser Richtung die weiteren Anpassungen, die gewisse Bäume der Mangrove- und der Zypressensümpfe (Nordamerikas) ausgebildet haben. Von *Nyssa biflora* ist bekannt, daß sie die Wurzeln nicht nur horizontal ausstreckt, sondern noch mit Durchbiegungen nach oben hin versieht, wie es von Shaler u. a. beschrieben wird. Eine andere Form der Anpassung unter denselben Vegetationsbedingungen zeigen die Sumpfzypressen selber, die Taxodien, die von den Wurzelstöcken aus nach oben spitze holzige Organe von bis etwa 1 m Länge treiben, die jedenfalls so lang sind, daß sie auch während des jährlich erfolgenden Ansteigens des Wasserspiegels mit den Spitzen aus dem Wasser hervorragen, und dadurch eine Kommunikation der Wurzeln mit der Luft garantieren. In ähnlichem Sinne wirken die Aufwölbungen der *Nyssa*-Wurzeln. Allbekannt sind derartige Atemwurzeln oder Pneumatophoren bei verschiedenen Gewächsen der Mangroveformation, die in brackischen oder salzigen Gewässern entlang der Küste an ruhigen Stellen der wärmeren Klimate Asiens und Nordamerikas so charakteristisch ist. Es lag außerordentlich nahe bei der Vorstellung von dem Charakter der Steinkohlenvegetation als Waldmoor in der Steinkohlenformation selber nach derartigen Organen zu suchen. Indes ist es bisher trotz gegenteiliger Behauptungen noch niemals gelungen, etwas Derartiges, am wenigsten im Zusammenhang mit den Stigmarien zu finden. Potonié hat zwar geglaubt, derartige Gebilde, wie sie Abb. 19 zeigt, und Funde von eigentümlich zuckerhutförmig zugespitzten Sigillarienstämmen, wie sie von Goldenberg (Flora saraepont. fossilis, 1855—62, T. B, fig. 13) angegeben wurden, im Sinne von Atemwurzeln deuten zu können. Diese Deutung kann man jedoch bei der allzu großen Unvollkommenheit dieser Funde unmöglich unterschreiben. Was die Sigillarienfunde von Goldenberg anlangt, so kann es sich um gewöhnliche im Wachstum begriffene Sigillarienstämme mit ihren

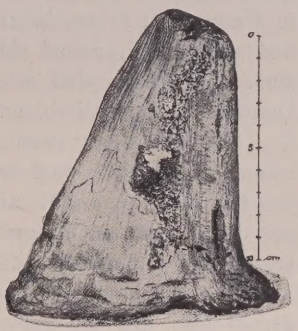


Abb. 19. Stammstümpfchen aus dem Karbon, das von H. Potonié mit Pneumatophoren (Atemwurzeln) verglichen wurde.

Gipfeln handeln, die überdies entrindet sind. Die Sigillarien waren ja sehr häufig unverzweigt, wie manche Calamiten. H. Potonié hat auf seinen Steinkohlenlandschaften die Sigillarien mit viel zu starker Verzweigung dargestellt. Nach allen Funden, die wir kennen, kann man sagen, daß noch am häufigsten verzweigt die durch ihre sechseckigen, dichtstehenden bienenwabenartigen Narben charakterisierten favularischen Sigillarien und nächst diesen vielleicht die letzten Sigillarien, die Subsigillarien, gefunden sind, während die Sigillarien mit den Längsrippungen, die rhytidolepen Sigillarien, bisher nur in wenigen Fällen mit Verzweigungsspuren beobachtet worden sind. Gerade für diese kommen aber die Goldenbergschen Bilder mit ihren unverzweigten Stämmen in Frage, und so erscheint die Deutung als Atemwurzeln unnötig und gezwungen, zumal sie für solche Atemwurzeln auch zu groß sind. Anderseits sind solche kleinen Gebilde wie Abb. 19 überhaupt zu problematisch, um in dieser Frage ausgenutzt zu werden.

Die „Atemnot" (wenn man so sagen darf) der in schlammigem, sumpfigem Terrain wachsenden Bäume kommt, wie besonders die von Koorders und Potonié beschriebenen tropischen Sumpfbäume aus Java, aber auch unsere heimischen Erlen z. B. zeigen, sehr schön auch darin zum Ausdruck, daß solche Bäume zu einer lebhaften Lentizellenbildung neigen. Potonié (und Koorders) weisen darauf hin, daß die zahlreichen Pneumatophoren des javanischen Waldmoors mit großen, weißen Lentizellen bedeckt waren, und er macht auch auf die starke Lentizellenbildung bei der Erle (*Alnus glutinosa*) unter analogen Umständen aufmerksam. So dürfte er wohl recht haben, wenn er die überaus starke Größenzunahme der beiden Seitennärbchen auf den Blattnarben der Sigillarienstämme an der Basis der Stämme, wo die Blattnarben verschwunden sind, mit Lentizellenbildung vergleicht. Speziell an dicken Sigillarienstämmen und zwar an deren Basis hat man beobachtet, daß die eigentlichen Blattnarben durch starkes Dickenwachstum der Rinde und durch Abwerfung der äußersten Gewebepartien an der Basis des Stammes verschwinden und von ihnen nur die zum Teil außerordentlich groß werdenden, genannten beiden Narben sichtbar bleiben, die obendrein noch durch Wachstumserscheinungen oft stark auseinandergezogen und verzerrt erscheinen. Es ist im ganzen das Bild der sogenannten *Sigillaria alternans* Brongt. Wir haben allen Grund dafür anzunehmen, daß in vielen Fällen die so erhaltenen Stämme die primäre Oberfläche des Stammes

zeigen und daß nicht etwa durch sekundäre Entrindung dieses Bild wie bei den gewöhnlichen Knorrien u. dergl. zustande kommt. Dafür zeugt der Umstand, daß wie in Abb. 7 diese großen Narben noch in der vollständig aufsitzenden Kohlenbedeckung sichtbar sind, von der offenbar nichts abgefallen ist. Die Oberfläche dieser Narben zeigt, wie die entsprechenden der Lepidodendren oft eine feine bis gröbere Körnelung, was mit dem Vorhandensein eines lückenreichen luftführenden Gewebes in Verbindung gebracht wird, wofür man ja auch auf Grund strukturzeigender Stücke einige Anhalte hat (S. 25). Es bedarf kaum der Erwähnung, daß gerade an der Stammbasis, d. h. in unmittelbarer Nähe des Wurzelkörpers mangels des Vorhandenseins von Atemwurzeln die Entwicklung derartiger großer Atemporen besonders erwünscht und notwendig war, und hiermit decken sich ja auch die Befunde an den fossilen Stücken.

Wie aus dem Vorigen wohl schon hervorgeht, bekennen wir uns im allgemeinen als Anhänger der Lehre von der autochthonen Entstehung der überwiegenden Menge der fossilen Kohlenlager, wie sie schon seit langer Zeit speziell von den deutschen Forschern, wie Göppert, Unger, Heer, Gümbel, Potonié u. a. vertreten wurde. Die Annahme aller dieser Forscher geht ja dahin, die fossilen Kohlenlager in ähnlicher Weise entstanden zu denken, wie unsere heutigen Torfmoore, wenigstens was die Grundprinzipien der Bildungsweise anlangt. Nur untergeordnet und zufällig sind etwa durch die Gebiete durchziehende Flüsse und Wasserläufe Fremdkörper aus entfernteren Gebieten hineingekommen (vgl. z. B. Potonié, Entstehung der Steinkohle S. 144). Entsprechend der Vegetation, die diese Moore geliefert hat, werden dieselben im wesentlichen als solche von Waldmoorcharakter zu bezeichnen sein, wobei angenommen wird, daß an den meisten Stellen die großen baumförmigen Steinkohlengewächse: Lepidophyten, Cordaiten, Calamiten dominiert haben. Daneben mögen zum Teil als Unterflora, zum Teil auch wohl gewisse Strecken dieser Moore vorzugsweise bedeckend, kleinere Gewächse eine Rolle gespielt haben. Es ist außerordentlich schwer zu sagen, ob die Steinkohlenflora, was die Verteilung der einzelnen Gewächsformen und Arten anbetrifft, über größere Strecken desselben Moorkomplexes eine einförmige oder gemischte gewesen ist. Nach den Funden in den Torfdolomiten, die ja immer noch mit am besten ein Bild von den an Ort und Stelle gewachsenen verschiedenen Vegetationen geben, zu urteilen, war wenigstens auf den Mooren, wo die Torfdolomite vorkommen,

die Vegetation keineswegs einförmig, da in diesen ja alle möglichen Steinkohlenpflanzen in situ versteinert vorkommen. Anderseits zeigen die Funde im Hangenden der Flöze, wie ich aus eigener Erfahrung weiß und wie auch aus den Beobachtungen anderer Untersucher bekannt ist, daß wenigstens streckenweise gewisse Pflanzentypen dominieren, so daß man auf beschränkten Gebieten das eine Flöz als Cordaitenflöz, ein anderes als Favularienflöz, Farnflöz usw. ansprechen kann. So z. B. ist auf Gr. Eschweiler Reserve im Indebecken Fl. Mumm Cordaitenflöz, Fl. Großkohl durch *Alloiopteris coralloides* und *Sigillaria elegans*, Fl. Schlemmerich Rhytidolepenflöz, Fl. Padtkohl Lepidodendronflöz usw.; ich führe diese Beispiele an, weil sie durch die Arbeiten im Aachener Bezirk (Wunstorf und Gothan) uns gerade genauer bekannt sind. Derartige genaue Durcharbeitungen einzelner Vorkommnisse liegen aber bisher sehr wenig bei uns vor. Es scheint, daß manchmal die Vegetation außerordentlich einförmig gewesen ist, während sie an vielen Stellen wohl in erster Linie durch eine reichlichere Unterflora abwechslungsreicher gewesen ist. Speziell am Boden der Lepidodendron- und Sigillarienwälder muß eine solche Unterflora, wenn sonst die Verhältnisse es gestatteten, sehr gut haben leben können, da die Schattenspendung bei dem Charakter der Beblätterung dieser Bäume nur gering gewesen sein kann. Der von dieser Vegetation erzeugte Torf ist demnach als ein Waldtorf anzusprechen, und daß dies richtig ist, dafür zeugen die Torfdolomite und die allerdings nur selten gefundenen, noch entzifferbaren Pflanzenreste in der homogenen Kohle. Auch die Kohlenschliffbilder, die Jeffrey und Thiessen u. a. neuerdings bekannt gemacht haben, widersprechen dieser Anschauung durchaus nicht. Die Kohle zeigt sich naturgemäß größtenteils außerordentlich homogen; was sich darin noch besonders auffällig zeigt, sind Sporen und Pollen größerer Gewächse aus der Gruppe der Pteridophyten und Pteridospermen überhaupt.

Die Torftheorie der Steinkohle hat bei manchen Forschern erhebliche Mißverständnisse, Mißdeutungen und falsche Schlußfolgerungen nach sich gezogen. So lesen wir z. B. bei Walther, die Steinkohlenflöze könnten keine Moore gewesen sein, d. h. keine mit Torf bedeckten Gelände, weil es damals keine Moose gegeben hätte (a. a. O. S. 161). Die Moostorfe, an die Walther u. a. hier denken, spielen zwar in unseren Breiten und überhaupt in Gegenden mit gemäßigtem Klima als Hauptlieferanten des Hochmoortorfs eine

Rolle, sind aber selbstredend zur Torfbildung überhaupt nicht notwendig, sondern eben nur zur Moostorfbildung. Der Vegetation nach müssen wir, wie wir bereits vorhin sagten, aber die Steinkohlenmoore als Waldmoore und zugleich damit als Flachmoore ansprechen. Moore sind sie deswegen ebenso gut gewesen wie unsere Hochmoore. Es waren jedoch Flachmoore, die wesentlich im Bereich des Grundwasserspiegels erwuchsen. Fossile Hochmoore oder Moosmoore überhaupt sind erst im Diluvium bekannt, und auch in der Braunkohlenformation hat man bisher vergebens danach gesucht oder irrtümlich solche angegeben. Das Unverständlichste für uns nach den heutigen Verhältnissen bildet die große Mächtigkeit dieser fossilen Flachmoore, die sich überhaupt nur verstehen läßt durch den Charakter dieser fossilen Moorgebiete als großer Senkungsgebiete, die die aufgehäuften Torf- und Sedimentmassen bald langsamer, bald schneller in die Tiefe befördern. Das Moos ist nicht das Wesentliche am Torf, sondern der Moostorf ist nur eine bestimmte Art von Torf, der uns nur nach den heimischen Verhältnissen außerordentlich wesentlich erscheint, weil jedes sich selbst überlassene Flachmoor unter den hiesigen Verhältnissen unweigerlich der Hochmoorbildung und zugleich dem Untergang der Flachmoorflora durch die alles erstickende, sich darauflegende Torfmoosvegetation verfällt. Ohne die Annahme von solchen Senkungsfeldern würde aber auch derjenige, der sich das Fortwachsen der Moore durch bloße Zunahme der Torfmächtigkeit nach Art der Hochmoorbildung erklärt, niemals zu einem richtigen Verständnis der bekannten Kohlenmächtigkeiten kommen und zwar weder in der Steinkohlenformation noch in der jüngsten Kohlenperiode, der Braunkohlenformation (s. hinten).

c) Klimatische Faktoren der Steinkohlenflora

Mit den Kriterien, die für die Beurteilung des Klimas, d. h. der Luftbeschaffenheit der Steinkohlenflora herangezogen worden sind, haben wir uns ebenfalls zum Teil schon früher (S. 42) etwas beschäftigt. Wir können uns hier daher zum Teil kürzer fassen und die Berechtigung der einzelnen hier benutzten Umstände, soweit nicht vorn schon geschehen, noch einmal nachprüfen. Das Klima unserer Steinkohlenvegetation, die eine ausgesprochene Flachlandsvegetation gewesen ist, wird als feucht, warm, überaus gleichförmig und niederschlagsreich anzunehmen sein. Für einen Teil der Steinkohlenbecken ergibt sich das aus der vermutlichen geo-

graphischen Lage. Dies gilt insbesondere für die durch Einschaltung mehr oder weniger häufiger mariner Schichten charakterisierten sogenannten paralischen Steinkohlengebiete. Das sind also speziell für Deutschland und Mitteleuropa in Rußland das Donetzbecken, in Deutschland das Oberschlesische, das Ruhrbecken, ferner die sich daran anschließenden Becken und Beckenkomplexe von Aachen, Holland, Belgien, Nordfrankreich und ein Teil der englischen Steinkohlenbecken. Die Tatsache, daß in den zwischen den Flözen befindlichen Sedimentmassen sich Horizonte mit Meerestieren befinden, und zwar zum Teil im unmittelbar Hangenden mancher Steinkohlenflöze, zeigt, daß diese Flachländer wenigstens im großen und ganzen in nicht allzu großer Entfernung vom Meeresstrande sich gebildet haben oder wenigstens, daß zwischen der Meeresoberfläche und den Kohlenbildungsgebieten keine nennenswert trennenden Hindernisse in Form von größeren Gebirgen usw. bestanden haben können. So konnte bei Landsenkungen öfters das Meer weithin die ehemalige Festlandsfläche überfluten, und auch der bereits gebildete Torf scheint ausnahmsweise von Salzwasser nachträglich durchtränkt worden zu sein. Denn nur so kann man wohl die Bildung der Torfdolomite in gewissen Flözen verstehen, wie Stopes und Watson näher in überzeugender Weise dargelegt haben. Diese Flachlandsgebiete müssen also auch von dem maritimen, mehr oder weniger ausgeglichenen Klima des Meeres stark beeinflußt worden sein. Nun wissen wir aber, daß speziell die Steinkohlenzeit auch eine Zeit außerordentlich starker Gebirgsbildung war. Im Hinterlande, d. h. südlich von den genannten Bezirken, wurden höhere Gebirge aufgetürmt, die noch heute Reste bei uns, in Frankreich und England sichtbar hinterlassen haben. Ein großer Teil der deutschen Mittelgebirge wie die Sudeten, Erzgebirge, Fichtelgebirge, Harz und Rheinisches Schiefergebirge und noch andere gehören dahin. Sie wurden zwar in der Rotliegend-Zeit, wo sich als Ausklang der Gebirgsbewegung auch eine großartige vulkanische Tätigkeit bemerkbar machte, großenteils zu Rumpfgebirgen abgetragen, zur Zeit des Karbons dürften sie jedoch beträchtliche Höhen erreicht haben, weshalb man auch von den karbonischen „Alpen“ spricht. Mag auch diese Bezeichnung nur dazu dienen, um dem rekonstruktiven Vorstellungsvermögen des einzelnen entgegenzukommen, wahr bleibt, daß zwei große Gebirgszüge vorhanden waren, einer im Osten, der sich aus der Gegend von Wien im großen Zuge durch Schlesien, Mitteldeutschland, das

Rheinische Schiefergebirge nach Frankreich hinein verfolgen läßt, das von Sueß so genannte varistische Gebirge. Im Westen schloß sich ein anderes Gebirgssystem an, die armorikanischen Gebirgszüge. Beide Gebirgssysteme trafen im mittleren Frankreich zusammen. Halten wir uns die Lage dieser Gebirgszüge vor Augen, die im Hinterlande in vielleicht nicht allzu großer Entfernung von der karbonischen Meeresküste verlaufen sind und zwischen deren Fuß und der Meeresküste selber man sich ein weites ebenes Gebiet mit weit ausgedehnten mehr oder weniger zahlreichen Waldsumpfmooren vorzustellen hat, die eben die späteren Steinkohlenlager bildeten, so kann man recht wohl annehmen, daß die Gebirge selber für die feuchten vom Meere her wehenden Luftströmungen als Regenfänger wirkten. Hierdurch wurde das ihnen vorgelagerte Gebiet nicht nur mit hoher Luftfeuchtigkeit, sondern auch mit reichlichen häufigen Niederschlägen versehen. Diese Lage würde man für einen großen Teil der englisch-französisch-belgischen und den sich daran anschließenden holländisch-rheinisch-westfälischen Steinkohlengebiete anzunehmen haben, außerdem aber für das entfernter liegende oberschlesische Steinkohlenbecken und das Donetzbecken. Man darf nun die Steinkohlenwaldmoore großenteils nicht als unmittelbar am Meere wie etwa die Mangrove sich vorstellen, sondern mehr landeinwärts; die Erhebung über den Meeresspiegel wird im allgemeinen nur gering gewesen sein. Das Meerwasser hat die Ablagerungen oft auf außerordentlich weite Erstreckungen hin überflutet, so daß die marinen Horizonte zugleich Leitschichten für den Geologen innerhalb der Gesamtschichtenfolge der Steinkohlenformation einzelner Steinkohlenbecken abgeben können. Die weite horizontale Verbreitung solcher marinen Schichten zeigt zugleich, daß das Terrain, das überflutet worden ist, weithin eben war, wie das bei einem Gelände mit zahlreichen Sumpfmoorbildungen auch anzunehmen ist. Am häufigsten treten solche marinen Horizonte in den tieferen Schichten der genannten Steinkohlenbecken auf, und zwar in den westlichen am häufigsten unterhalb des durch das Leitflöz Sonnenschein (in Aachen Steinknipp) markierten Horizontes, in Oberschlesien in den Ostrauer Schichten, die durch das unterste Sattelflöz, das Pochhammerflöz, nach oben begrenzt werden. In Oberschlesien hat das Meer nach der Ablagerung dieser obersten marinen Schichten niemals mehr Zutritt in die Gebiete der Steinkohlenablagerung erhalten, und höchstens lassen einige Vorkommen brackischer Fauna das Meer im

Norden ahnen, dessen Anwesenheit durch die ganz marine Entwicklung des russischen und Spitzbergener Karbons nachgewiesen ist; im Westen dagegen sind noch in viel jüngeren Schichten einige solche Meeresüberflutungen von außerordentlich weiter und gleichförmiger Erstreckung zu verfolgen, nämlich einmal der berühmte marine Horizont über dem Flöz Katharina des Ruhrreviers, der sich teilweise bis in die Aachener Gegend, ja selbst bis nach Nordfrankreich hin verfolgen läßt, und auch in gewissen englischen Kohlenbecken taucht ein mariner Horizont in ganz ähnlichen oder vielleicht denselben Horizonten auf[1]). Die mit dem marinen Horizont über Katharina in Zusammenhang stehenden Erscheinungen werden uns gleich noch etwas näher beschäftigen. Dieser Katharina-Horizont ist nicht der jüngste in dem westlichen Beckenkomplex beobachtete marine Horizont. Man hat neuerdings im Ruhrrevier noch einen weiteren viel jüngeren in der oberen Gasflammkohle beobachtet, wo im Zusammenhang mit diesem Niveau über dem früher jüngsten Leitflöz Bismarck jetzt noch ein weiterer (Aegir) unterschieden wird[2]). Auch diesen marinen Horizont glaubt man in einem Vorkommen in Belgien wieder zu erkennen (Petit Buisson), während in dem dazwischen gelegenen Gebiet anscheinend genügend hohe Niveaus der Steinkohlenablagerungen noch nicht bekannt sind.

Im Gegensatz zu diesen sogenannten paralischen Becken stehen die limnischen oder Binnenbecken, die innerhalb von größeren Senkungsgebieten jenseits oder innerhalb der karbonischen Gebirge gebildet wurden. Aus dieser Lage ergibt sich einerseits, daß sowohl ihre horizontale Ausdehnung als auch meist ihre Mächtigkeit nicht das Ausmaß der paralischen Reviere erreicht. Das bedeutendste davon bei uns ist das Saarbecken. Ferner gehört von größeren Vorkommen dahin das sächsische (Zwickauer) Karbon und die Ablagerung an der niederschlesisch-böhmischen Grenze in der Gegend von Waldenburg und Schatzlar; ferner im Westen die mehr oder weniger bedeutenden zahlreichen Einzelvorkommen um das französische Zentralplateau herum, von denen das bedeutendste und bekannteste das Loirebecken (St. Etienne) ist. Außerdem gehören oder gehörten auch in Deutschland noch eine ganze Anzahl von

[1]) Bullion- (upper foot mine) und Gannisterflöz des Lancashirebeckens und ähnlich im Yorkshirebecken (s. Stopes u. Watson, Philos. Transact. Roy. Soc. B., 200, 1908, S. 187 ff.).

[2]) Neuerdings ist noch ein weiterer unterhalb der Ibbenbürener Schichten dazugekommen.

kleineren Vorkommen dahin, wie z. B. das fast abgebaute Wettiner Becken bei Halle a. S., das Brandauer Vorkommen (Sachsen) usw. Bedeutender sind noch die zentral-böhmischen Ablagerungen der Gegend von Kladno und Pilsen. Wie sich aus der Lage dieser Kohlenbecken leicht versteht, bildet den Hauptunterschied dieser Becken gegen die paralischen der gänzliche Mangel irgend eines Anzeichens mariner Zwischenlagerung innerhalb der Steinkohlenflöze. Man ist jedoch leicht geneigt, den Gegensatz dieser beiden schon von dem sächsischen Geologen Naumann treffend unterschiedenen Steinkohlenbeckenarten zu übertreiben. In Wirklichkeit war natürlich die Bildung der Steinkohle selbst in beiden Arten von Revieren ein rein terrestrischer Vorgang, der mit der Nähe oder Ferne oder dem späteren Zutritt des Meeres an sich nichts zu tun hat. Man vergißt auch, wohl beeinflußt durch die Namengebung (paralisch und limnisch), daß in Wirklichkeit ein großer Teil der Kohlen der paralischen Becken auch „limnisch" war, da in Zusammenhang mit den meisten Flözen marine Ablagerungen nicht vorkommen. Die mächtigen Sattelflöze Oberschlesiens z. B. sind limnisch, und nur der Umstand, daß das Becken wegen der marinen Einlagerungen in den Ostrauer Schichten zu den paralischen zählt, läßt die limnische Natur für die oberen Schichten und Flöze vergessen. Dasselbe gilt für die anderen paralischen Reviere. Auch die Vegetationsbedingungen der Steinkohlenflora in beiden Gebieten müssen verhältnismäßig ähnlich gewesen sein, denn die Zahl der beiden Steinkohlengebieten gemeinsamen Arten von Gewächsen ist recht groß, obwohl, was früher nur zu leicht übersehen wurde, insbesondere die Binnenbecken eine bald mehr bald weniger fühlbare Anzahl von Sonderformen aufzuweisen haben. Es wäre gänzlich verfehlt, etwa bei den paralischen Revieren in einem erhöhten Salzgehalt des Bodens Besonderheiten gegenüber dem Boden der limnischen Steinkohlenbecken zu suchen und auf diese Weise die Steinkohlenflora der paralischen Reviere wenigstens teilweise zu Salzpflanzen zu stempeln. Dies ist wiederholt und noch jüngst versucht worden im Zusammenhang mit der eigentümlichen Tatsache, daß ein Teil der Gewächse der Steinkohlenformation xerophytische oder wenn man will halophytische Charaktere zeigt. Wir hatten bereits oben darauf hingewiesen, daß diese Eigentümlichkeiten jener Gewächse in ganz anderer Richtung verstanden werden können oder müssen (S. 108). Daß jedoch das salzige Meereswasser zu manchen Flözen im torfigen Urzustande Zutritt bekommen hat, kann in

einigen Fällen wohl kaum einem Zweifel unterliegen. Ebenso sicher ist jedoch, daß dieses erst nach der völligen Beendigung der Bildung des betreffenden Moores der Steinkohlenformation geschehen sein kann. Am interessantesten ist in dieser Beziehung das Flöz Katharina des Ruhrgebiets und die entsprechenden Kohlenschichten im englischen Karbon des Lancashire Beckens. Dieses in dem Ruhrrevier schon wegen des unmittelbar darüber lagernden marinen Horizonts sehr wichtige Leitflöz[1]) hat noch wegen einer anderen Eigentümlichkeit seit langem das größte Interesse der Kohlenwissenschaft wenigstens von geologischer Seite erweckt. In demselben finden sich und zwar mitten in der Kohle die mehrfach erwähnten Dolomitknollen (Torfdolomite, Coalballs der Engländer). Dies sind meist mehr oder weniger runde oder ellipsoidische oft aber auch semmelförmige oder unregelmäßig geformte Knollen aus einem dolomitischen Material, die von einer glänzenden dicken Kohlenlage umgeben sind, die der Knolle selbst außerordentlich fest anhaftet und mit ihr gewissermaßen verzahnt ist. Während die Knollen äußerlich sehr unscheinbar aussehen und bei reichlichem Auftreten von den Bergleuten als Hindernis der Flözgewinnung verwünscht werden, zeigt sich bei näherer Untersuchung, daß dieselben für die Wissenschaft ein unersetzliches, außerordentlich wichtiges Material darstellen. Schneidet man sie nämlich durch, oder stellt aus ihnen nach den bekannten Methoden Dünnschliffe her, so zeigt sich, daß sie vollständig erfüllt sind von einer Unmenge verschiedener teils gut, teils weniger gut erhaltener Pflanzenreste, die zum Teil ihre ursprüngliche Struktur noch in ausgezeichneter Weise behalten haben. Man war wohl früher geneigt, und auch jetzt noch finden sich einige Anhänger dieser Anschauung, diese Knollen als Gerölle zu betrachten, die in das Steinkohlenflöz hineingeschwemmt sind. Jedoch läßt sich verhältnismäßig leicht nachweisen, daß es sich mit aller Bestimmtheit um Bildungen handelt, die an Ort und Stelle in dem Steinkohlenflöz entstanden sind und zwar zu einer Zeit, als dasselbe sich noch im torfigen, wenig zersetzten Urzustand befand. Stopes und Watson sprechen sich dafür aus, daß das das Torfflöz durchtränkende Meerwasser zugleich eine konservierende Eigenschaft für die den Torf bildenden Pflanzen gehabt habe, so daß sich die Pflanzenreste länger als gewöhnlich in verhältnismäßig gutem Zustande erhalten konnten. Unter Beteiligung der von dem

[1]) Ähnliches gilt für das Flöz Finefrau-Nebenbank der oberen Magerkohle.

Meerwasser gebotenen Kalk- und Magnesiamineralien entstanden dann in der Kohle Ausscheidungszentren, die später zur Bildung der dolomitischen Knollen führten. Die Versteinerungsvorgänge müssen in der Tat ziemlich früh eingesetzt haben, sonst könnten sich nicht auch verhältnismäßig zarte Organe, wie die *Stigmaria*-Wurzeln in echt versteinerter Form recht gut erhalten haben. Diese Knollen sind ja für die Wissenschaft von besonders wichtiger Bedeutung, weil wenigstens für die Steinkohlenflora allergrößtenteils aus ihrem Studium die Kenntnisse über die anatomischen Verhältnisse der Steinkohlenpflanzen herstammen, die besonders die englische Botanik und Paläobotanik seit langem gefördert hat. Wiederum sind es ja in erster Linie die anatomischen Verhältnisse dieser Gewächse, die uns über die Vegetationsbedingungen sowohl in bezug auf die Bodenbeschaffenheit als auch in bezug auf das Klima Auskunft zu geben in der Lage sind. Diese Darlegungen über die Torfdolomite sind hier noch einmal gemacht worden, weil sie noch immer in Geologenkreisen zu wenig bekannt und beachtet sind, oder irrtümliche Auffassungen darüber bestehen.

Kehren wir zu den Klimafragen zurück. Einige Autoren, zu denen insbesondere Potonié gehörte, sprachen sich dafür aus, daß das Klima heiß, mit anderen Worten tropisch gewesen sei. Über die Tatsache, daß gleichzeitig ein feuchtes, maritimes Klima geherrscht habe, sind sich wohl alle Autoren einig, und wir hatten ja eben auch unter Berücksichtigung der physikalischen Verhältnisse des Landes diese Vorstellung uns näher zu bringen versucht. Andere Forscher, zu denen namentlich der Breslauer Geologe Frech gehörte, waren dagegen für ein verhältnismäßig kühles, wenn auch frostfreies Klima dieser Gewächse. Betrachten wir einen Augenblick weiter (s. auch S. 42), worauf sich die Anschauungen von Potonié und seinen Anhängern stützen. Er selber führt in einer ganzen Reihe seiner Veröffentlichungen, besonders aber in der „Entstehung der Steinkohle“ usw. diese Gründe des näheren an. Ein Grund für ihn besteht in dem Vorhandensein zahlreicher Baumfarne. Er sagt, die Baumfarne seien Charaktergewächse der Tropen; außerdem findet er in dem Vorhandensein zahlreicher Angehöriger der Familie der Marattiaceen einen Hinweis auf den Charakter des Klimas im gleichen Sinne; ferner bestärkt ihn in dieser Richtung das verhältnismäßig häufige Auftreten der sogenannten Aphlebien, jener eigentümlichen an gewissen Farnen dieser Periode am Grunde der Seitenstiele des Farnblattes bemerkbaren, zum Teil

ziemlich großen, von den übrigen Farnblättern ganz abweichend gestalteten, meist mehr oder weniger stark zerschlitzten „Blätter“ (Abb. 20/1). Was zunächst die klimatische Wertung des Auftretens zahlreicher Farnbäume anbetrifft, so bestehen die Farnbäume im Karbon in erster Linie aus verschiedenen *Pecopteris*-Arten, die als Belaubung von verschiedenen *Caulopteris*- und *Megaphyton*-Arten wohl mit Recht angesprochen werden. Bis auf den Umstand, daß z. B. die Megaphyten mit ihrer zweizeiligen Beblätterung einen von den heutigen Baumfarnen recht abweichenden Typus darstellen, müssen doch insbesondere die *Caulopteris*-Farnbäume äußerlich einen den heutigen im ganzen recht ähnlichen Anblick geboten haben, wie das auch auf der Rekonstruktion (Titelbild) zum Ausdruck kommt. Wenn nun auch diese Farnbäume, in echt versteinertem Zustande als Psaronien bekannt, sowohl in ihrer inneren Struktur als auch in dem durch ein Füllgewebe merkwürdigen Luftwurzelmantel von den heutigen Verhältnissen Abweichungen bieten, so kann man doch im allgemeinen den Schlüssen Potoniés und der älteren Forscher Recht geben, daß diese alten Farnbäume ähnliche Vegetationsbedingungen erfordern wie die heutigen, da das Laub auch von ähnlicher Konsistenz gewesen ist wie etwa das der Cyatheaceen u. dgl. Die Meinung Potoniés jedoch, daß die Baumfarne schlechtweg als Tropengewächse anzusprechen sind, ist nicht richtig, wie wir schon auf S. 42 näher ausgeführt hatten. Wir wollen das Einzelne deswegen hier nicht wiederholen. Insbesondere die Verhältnisse der Baumfarnvegetation von Tasmanien und Neuseeland mahnen uns zur Vorsicht und zeigen, daß die Existenz von Baumfarnen nicht zur Annahme eines tropischen Klimas, d. h. eines tropisch heißen für die Steinkohlenvegetation zwingt. Ungefähr dasselbe ergibt sich bei näherer Betrachtung aus dem Vor-

Abb. 20. Ausgewachsene *Pecopteris plumosa* aus dem mittleren Karbon mit Aphlebien.

kommen der heutigen Marattiaceen. Die zum Teil recht merkwürdigen und ziemlich isolierten Formen dieser Familie kommen sowohl in den Subtropen als in den Tropen vor, nötigen also nicht zur Annahme eines Tropenklimas. Anderseits sollte man bei der geringen Anzahl der noch vorhandenen Formen mit Schlüssen auf

Abb. 21. Junger, eingerollter Wedel von *Pecopteris plumosa* mit ausgewachsenen Aphlebien. Saarkarbon.

verwandte, so weit zurückliegende Perioden vorsichtig sein, die zum Teil mit den heutigen Formen nur in ziemlich loser oder geringer Fühlung stehen. Man muß hierbei auch noch darauf aufmerksam machen, daß die Zahl der Marattiaceen im Karbon überschätzt wurde; was auch z. B. noch in meinem Lehrb. d. Palaeobotanik

alles dafür angegeben wurde, kann man nicht aufrecht erhalten. Zunächst sind nur bei einer Anzahl der dort aufgeführten Formen richtige Synangien, d. h. Sori mit verwachsenen Sporangien vorhanden, nämlich bei *Asterotheca*, *Scolecopteris* und *Ptychocarpus*, während andere wie *Renaultia*, *Myriotheca*, *Dactylotheca* Einzelsporangien besitzen; bei diesen ist auch nicht nachgewiesen, daß die Wände der Sporangien mehrere Zellen dick sind. Man wird daher Kidston Recht geben, wenn er diese von den obigen Typen isoliert (Carboniferous plants of Great Britain. 4, 1923, S. 277). Er meint sogar, daß man in ihnen möglicherweise männliche Fruktifikationen von Pteridospermen erblicken könne, was vielleicht etwas weitgegangen erscheint. Man darf ja auch die Zahl der Baumfarne in der Steinkohlenvegetation nicht überschätzen; neben ihnen kamen noch krautige und recht fremdartige Formen, wie die Oligocarpien, *Discopteris* und Zygopterideen u. a. vor, über die man vom klimatischen Standpunkte aus wohl kaum nähere Aussagen zu machen sich berechtigt fühlt. Außerdem ist zu berücksichtigen, daß die Baumfarne in der Steinkohlenformation allem Anschein nach nicht in Massenvegetation aufgetreten sind, sondern, nach den Funden der Pflanzen im Hangenden der Steinkohlenflöze und in den Dolomitknollen zu urteilen, wie andere Farne mehr sporadisch vielleicht als Untervegetation existiert haben.

Was das Vorkommen der Aphlebien anlangt, so ist hierbei zu bedenken, daß einerseits die Aphlebienform und das Vorkommen im Karbon sich doch sehr erheblich von dem heutigen, übrigens sehr seltenen Vorkommen unterscheidet. Potonié selbst, der die Aphlebien für Schutz- und Taublätter der jungen Farnwedel ansprach, zog zum Vergleich gewöhnlich eine *Gleichenia*- und eine *Hemitelia*-Art heran. Insbesondere aber die letztere am Kap der Guten Hoffnung vorkommende Form existiert durchaus nicht in einem tropischen Klima. Die Aphlebien der *Pecopteris plumosa*, die am häufigsten in der Steinkohlenformation noch in Zusammenhang mit den gewöhnlichen Farnblättern gefunden worden sind, unterscheiden sich von denen der genannten lebenden Pflanzen durch ihre Ansatzpunkte so lebhaft, daß man sie wohl nicht ohne weiteres mit diesen lebenden Objekten in Verbindung bringen kann, bei denen über die Funktion dieser Organe überdies noch wenig oder gar nichts bekannt ist. Selbst wenn man dies aber mit Potonié auch tun will, ergibt sich daraus kein Zwang zu der Annahme eines tropisch heißen Klimas.

Eine höchst eigentümliche Erscheinung in der Steinkohlenvegetation ist der anscheinend gänzliche Mangel an Übergewächsen oder Epiphyten. Im tropischen, aber auch noch im subtropischen Regenwald von heute bietet eine der charakteristischsten Erscheinungen die Unzahl der verschiedenen, den mannigfaltigsten Pflanzenfamilien angehörigen Gewächse, die, ohne eigentlich Schmarotzer zu sein, auf den höheren Gewächsen, den Stämmen, Ästen der Bäume in Menge aufsitzen und mit ihren zum Teil prachtvollen Blüten, wie z. B. die Orchideen, zu der Farbenpracht der Pflanzenwelt dieser Wälder viel beitragen. Wenn es, wie wir vorher auseinandergesetzt haben, wahrscheinlich ist, daß das Klima der Steinkohlenwaldmoore ein maritim-feuchtes gewesen ist und die Vegetationsbedingungen sonst es gestattet haben, sollte man annehmen, daß es auch in dieser Vegetation bereits zu einem reichen Epiphytenflor hätte kömmen können. Nach allem, was wir wissen, ist dies indes nicht der Fall gewesen[1]). Man könnte vielleicht sagen, daß solche Übergewächse trotz des Mangels positiver Funde recht wohl vorhanden gewesen sein könnten, daß wir jedoch die Fossilien nicht in dem Zustande überliefert bekommen haben, daß man das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein solcher noch mit Bestimmtheit bejahen oder verneinen könne. Dieser Einwand ist jedoch wohl nicht aufrecht zu erhalten. Die Gewächse, die in erster Linie als Träger von solchen Epiphyten in Frage kommen könnten, sind offenbar die höheren mehr oder weniger stark verzweigten Bäume, insbesondere die Lepidophyten und Cordaiten. Weniger kommen dafür die Kalamiten und Sigillarien in Frage, letztere wegen ihrer geringen Verzweigung und großen Glattrindigkeit. Die Lepidodendren (auch *Bothrodendron*) und Cordaiten sind allerdings ebenfalls recht glattrindige Gewächse, und die Glattrindigkeit ist ja auch ein von Potonié als für die Steinkohlenflora besonders typisch hervorgehobenes Merkmal, das im direkten Zusammenhange steht mit dem fast gänzlichen Mangel der Borkenbildung bei den nachträglich in die Dicke wachsenden Steinkohlengewächsen. Die Glattrindigkeit kann jedoch insbesondere auf den mehr horizontal verlaufenden Verzweigungen der Bäume kein prinzipielles Hindernis für die Ausbildung einer Epiphyten-

[1]) Nathorst hat für das zarte oberdevonische *Codonophyton epiphyticum* der Bäreninsel (auf *Pseudobornia*) Epiphytennatur in Anspruch genommen; im Karbon ist an diese Möglichkeit m. W. nur für *Miadesmia membranacea* gedacht worden, eine sehr seltene, kleine Lycopodiale.

flora gewesen sein. Worin die wirklichen Gründe des Epiphytenmangels liegen, dürfte schwer anzugeben sein. Zweifellos ist jedoch, daß bei der Unzahl von Resten der in Frage kommenden Pflanzen in allen Entwicklungsstadien ohne Zweifel Andeutungen von Überflora gefunden worden wären, wenn diese nur in einigermaßen nennenswerter Menge vorhanden gewesen wäre. Von Bedeutung für diese Frage kann bei den Steinkohlengewächsen und insbesondere den Bäumen der Umstand sein, daß, was Schattengebung anbetrifft, diese selbst bei den groß- und breitblättrigen Cordaiten nur gering war, bei den Lepidodendren und Sigillarien noch geringer. Für die Unterflora, zu der ja die Epiphyten auch gehören, ergibt sich daraus, daß ein Kampf um das Licht in der Art, wie wir es im heutigen Urwalde finden, im Steinkohlenwalde nur eine untergeordnete Rolle gespielt haben wird. Möglicherweise ist die Epiphytenflora eine Errungenschaft späterer Perioden. Es wäre jedenfalls verfehlt, aus dem Mangel dieser Überflora für die Steinkohlenvegetation in bezug auf ihr Klima irgend etwas folgern zu wollen.

Eine andere fast ebenso oder vielleicht in noch höherem Grade bemerkenswerte Eigentümlichkeit der Regenwaldvegetation stellen die sehr zahlreichen Schling- und Klettergewächse dar, die die größeren Bäume als Stütze benutzen, um mit ihrer Hilfe bis in die Krone hinein zum Lichte emporzuklimmen oder zu schlingen. Man unterscheidet bei diesen unter dem Gesamtbegriff der Lianen zusammengefaßten Gewächse für unseren Zweck praktisch Schling- und Hängelianen. Die ersteren umschlingen den Baum teils in Form von aufsteigenden Spiralen, wie es schon bei einigen heimischen Gewächsen bekannt ist (*Lonicera periclymenum*), oder in Form von einem eigentümlichen Gitterwerk. Beim weiteren Dickenwachstum des Baumes kommt es häufig vor, daß der Baumstamm und die ihn umschlingenden dünneren, fest wie Drahtseile gebauten Lianenstämme miteinander in Konflikt geraten, so daß die umschlingende Liane schließlich die wasser- und nahrungleitende Schicht unter der Rinde der Bäume abschneidet und damit den Baum zum Absterben bringt. Man bezeichnet diese Lianen ja gewöhnlich als Baumwürger, und auch unsere oben genannte Geisblattart ist ein echter Baumwürger. Die Hängelianen, zu denen von heimischen Gewächsen die bekannte Waldrebe unserer Kalkgebiete (*Clematis vitalba*) gehört, sind harmloserer Natur. Ihre Laubkrone befindet sich ebenfalls in den oberen Teilen der höheren Bäume. Ihre

Stämme hängen jedoch tauartig lose bis zum Boden herab, teilweise infolge übermäßigen Längenwachstums, ähnlich wie ein Schiffstau in Spiralen am Boden zusammengelegt. In weiterem Sinne kann man zu den Lianen schließlich auch noch die sogenannten Stützpflanzen rechnen, die sich jedoch von jenen dadurch unterscheiden, daß sie niemals bis in die höheren Regionen des Baumes emporklimmen, sondern mit den unteren Regionen vorlieb nehmen, sich eben nur an die höheren Pflanzen anlehnen. Solche Pflanzen sind in unserer heimischen Flora z. B. das Klettkraut (*Galium aparine*), *Ballota nigra* und andere.

In der Steinkohlenflora gibt es speziell wie es scheint unter den Farnsamern (Pteridospermen) eine ganze Anzahl von Gewächsen, von denen man sowohl strukturbietende als auch kohlige Reste kennt, die erkennen lassen, daß diese Pflanzen bei nur einigermaßen hohem Stämmchen nicht in der Lage gewesen sein können, sich selbst aufrecht zu erhalten; auch unter den Farnen sind solche sehr wohl bekannt. Von solchen Pflanzen sind zunächst zwei in der Paläobotanik wohl bekannte Formen zu nennen, nämlich erstens die aus der Entwicklung der Pteridospermenfrage wohl bekannte *Sphenopteris Hoeninghausi (Lyginodendron)*. Die Stämmchen dieser Pflanze sind in den Torfdolomiten überaus häufig, sowohl im englischen als im deutschen Karbon. Sie zeigen im Zentrum ein Mark, das mit Steinkörpern durchsetzt ist, darum einen Holzkörper mit nachträglichem Dickenzuwachs (Abb. 2) und in der Rinde eine Anzahl von vertikal gerichteten dünnen Bastplatten, die miteinander zu einem lockeren Maschenwerk in der Tangentialansicht (von der Rinde her) sich vereinigen; in den Zwischenräumen dieser

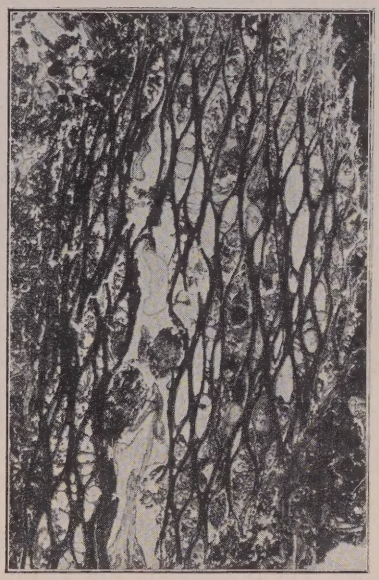


Abb. 22. Dictyoxylon-Struktur (Maschung der Bastplatten der Rinde) von *Lyginodendron oldhamium* in der Tangentialansicht (vgl. Abb. 2).

Bastplatten befindet sich ein zartwandiges Gewebe. Man weiß, daß diese Stämmchen, dem anatomischen Bau nach zunächst an Gymnospermen erinnernd durchaus farnartige Blattstiele getragen, haben, die sich einmal gabelig zerteilten und als Belaubung eine zarte *Sphenopteris*, die aus den westlichen Steinkohlenbezirken sattsam bekannte *Sphenopteris Hoeninghausi*, trugen. H. Potonié hat dieses Gewächs, allerdings zu einer Zeit, als der Zusammenhang der genannten Einzelteile noch nicht näher bekannt war, wie sich aus der Steinkohlenlandschaft (Titel) ergibt, als Schlingfarn nach Art der Schlinglianen dargestellt. Es wird sich jedoch schwerlich nachweisen lassen, ob diese Darstellung der Wahrheit entsprach. Richtig ist, daß trotz des Besitzes eines sekundären Holzkörpers und eines Marks das Aufrechtstehen längerer Stämmchen dieser Art, die einen Durchmesser von etwa 1—2 cm hatten, nicht vorstellbar ist. Wenn dies der Fall gewesen wäre, so wäre auch die äußere Rindenpartie wohl in anderer Weise gebaut gewesen, nämlich etwa so, wie bei den Medullosen und ihren Blattstielen, wo eine Unzahl von vertikal gerichteten schmalen Bastbündeln unterhalb der Rinde dem ganzen Stämmchen den Charakter eines nach dem Prinzip der hohlen Säule gebauten Pflanzenstengels geben. Das eigentümliche Maschenwerk der Bastplatten (Abb. 22) bei unserem *Lyginodendron* jedoch scheint darauf hinzuweisen, daß dem Stengel selber eine höhere Bieg- und Schmiegsamkeit eigen gewesen ist, wie dies für kletternde oder windende Pflanzen besonders vorteilhaft und erwünscht scheint. Wie hoch jedoch oder richtiger gesagt wie lang jedoch derartige Stämmchen im ganzen gewesen sein mögen, entzieht sich unserer Kenntnis. Ob also wirklich ein Schlingfarn wie Potonié meinte, oder etwa nur eine Stützpflanze vorzustellen ist, soll dahingestellt bleiben; ich halte das letztere für wahrscheinlicher.

Ein anderes Gewächs von geologisch höherem Alter, nämlich im unteren Karbon vorkommend, ist das bekannte *Heterangium Grievei*, dessen Belaubung zweifellos in der z. B. aus unserem Waldenburger Bezirk wohlbekannten *Sphenopteris adiantoides* Schloth. *(elegans* Brgt.) zu erblicken ist. Das Stämmchen dieser Pflanze zeigt schon durch den zentralen Holzkörper, der auch hier einen zwar nur geringen Dickenzuwachs besitzt, daß es sich bei der geringen Dicke des Stämmchen kaum um ein selbständig aufrecht stehendes Gewächs gehandelt haben kann. In dieser Auffassung wird man bestärkt besonders durch den Rindenbau dieser

Art (s. Fig. 23). In der Rinde befinden sich horizontal eingelagerte Platten von Bastelementen, die auch bei den kohlig erhaltenen Exemplaren sehr gut in Erscheinung treten, da sie als die hauptsächlichsten Hartteile dieser Pflanzen bei der Kohlung weniger zusammensinken als die übrigen Teile des Stämmchens und sich demgemäß in Form von Querstreifen übereinander ausprägen. Es ist klar, daß diese Organisation der Rinde, der wir unter den heutigen Gewächsen wohl kaum etwas Ähnliches an die Seite stellen können, die Stämmchen ganz hervorragend dazu geeignet

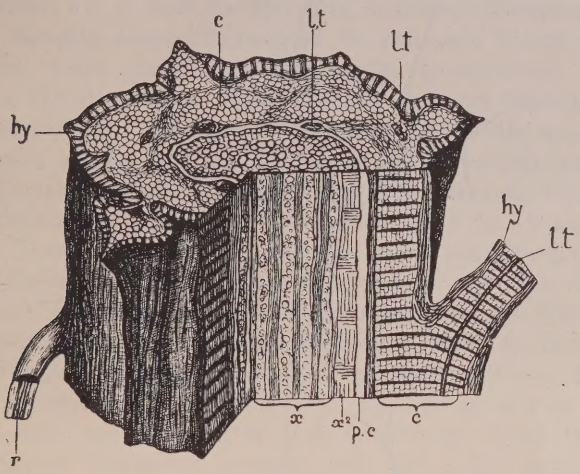


Abb. 23. *Heterangium Grievei* Will., perspektivische Darstellung eines Stammstückes. x Zentralleitbündel, x^2 Sekundärholz, lt Blattspuren; c die Rinde mit den sklerotischen Gewebsplatten. Nach Scott. Vergr.

macht, Krümmungen und Windungen mitzumachen; man kann sich die Wirkung dieser Bastplatten innerhalb des weichen Rindengewebes etwa in ähnlicher Weise vorstellen, wie bei den früher als Spielzeug beliebten kleinen, in kurzen Holzbüchsen eingeschlossenen Schlangen, die aus einer schmalen Holzspirale bestanden, die sich durch außerordentliche Biegsamkeit des Körpers auszeichneten, was bei dem Herausschnellen des etwas schwerer gemachten Kopfes genügend in die Erscheinung trat. Jedenfalls hätte jene Rindenstruktur für eine Pflanze, die sich selbst aufrecht erhalten sollte, gar keinen Sinn gehabt. Sie ist zugleich ein schönes Beispiel dafür, wie weit bereits die zweckmäßige Organisation der

Steinkohlenpflanzen vorgeschritten war und daß es ganz und gar unangebracht ist, worauf wir S. 31 hinwiesen, diese als wenig vorgeschrittene, mangelhaft angepaßte oder anpassungsfähige Gewächse anzusprechen.

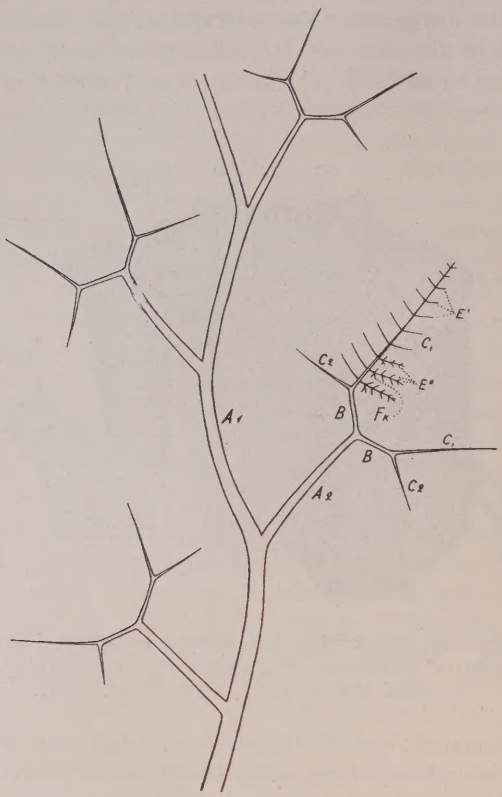


Abb. 24. Schema des vollständigsten Stückes von *Mariopteris muricata*. A_1 gebogene Hauptaxe; A_2 usw. die daran sitzenden Wedel.

Auf der Steinkohlenlandschaft (Titel) ist noch eine andere altbekannte offenbar zu den Farnsamern gehörige Pflanze rekonstruiert, *Mariopteris muricata*. Obwohl diese Art in den meisten Steinkohlenbecken zu den gemeinsten Pflanzen überhaupt gehört und obwohl sie auch in den Horizonten, in denen die Torfdolomite vorkommen, gemein ist, ist es doch bisher nicht gelungen, strukturbietende

Stücke aufzufinden, die damit in Beziehung gesetzt werden können. Man kennt in kohliger Erhaltung ziemlich große Stücke davon, die jedenfalls so viel zeigen, daß im Verhältnis zu den ziemlich großen vollspreitigen Wedeln der Blätter der Stamm ziemlich schwach gewesen ist. Außerdem zeigt dieser häufig Knickungen und Hin- und Herbiegungen an den Stellen, wo die Blätter dransitzen. Das vollständigste Stück ist das von Zeiller (Valenciennes 1886, S. 23) bekannt gemachte, das all dies sehr gut erkennen läßt (Abb. 24). Auch diese Pflanze ist wohl als klimmend oder stützend vorzustellen, wie es auch die Abbildung annimmt. Charakteristisch an den Stengeln dieser Pflanze sind die kräftigen, kurzen, unterbrochenen, meist ziemlich dicht stehenden Querriefen, die in ähnlicher Weise gedeutet werden können, wie die Skelettplatten des *Heterangium*. Daß es sich jedenfalls nicht, wie man sonst anzunehmen geneigt war, um Epidermalanhänge handelt, geht aus einem Versuch hervor; man kann von den Stengeln durch die Mazerationsmethode noch öfter Stücke der Haut des Stengels gewinnen. Diese zeigt aber keine größeren Löcher oder Aussparungen, die auf ansitzende Haare usw. zu deuten wären. Es sind vielmehr nur kleine „Löcher" zu sehen, die offenbar auf das Konto von Spaltöffnungen kommen. Demgemäß beruhen wohl die Querriefen auf im Stengel vorhandenen Skelettpartien (vergl. Gothan, Sitzber. Naturf. Freunde Berlin, 1915, S. 47)[1]). Es erübrigt sich zu sagen, daß bei einer solchen Struktur auch der Stengel dieser Pflanzen recht biegsam konstruiert gewesen sein muß. Um noch einige weitere Beispiele kletternder oder klimmender Pflanzen zu geben, sei auf die verhältnismäßig zahlreichen, eine Reihe von Arten umfassenden Zygopterideen aufmerksam gemacht, die neuerdings mit den als *Alloiopteris* bekannten Blättern durch P. Bertrand in Verbindung gebracht worden sind, nachdem Zeiller dieses Verhältnis schon vor 30 Jahren vermutet hatte. Die Stämmchen einzelner dieser Pflanzen sind fast dünner als die Blattstiele, während andere wiederum dickeren Durchmesser aufweisen. Von einer bestimmten Art weiß man durch die Art des Vorkommens, daß sie im Innern des Wurzelmantels der als Psaronien bekannten Farnstämme emporkrochen, wovon die Art auch den Namen Kletterzygopteris (*Zygopteris scandens* Stenzel) bekommen hat. Diese Beispiele, die vielleicht nur einen kleinen Teil der wirklich in

[1]) Derartige Stengel kommen noch bei anderen Sphenopteriden vor.

Frage kommenden Gewächse umfassen, zeigen jedenfalls zur Genüge, daß Stütz- oder Kletterpflanzen im Steinkohlenwald nicht selten gewesen sein können. Man kann nach den eben gemachten Auseinandersetzungen die Anwesenheit zahlreicher Klimmpflanzen vielleicht richtig als auf feucht-warmes Klima deutend auffassen; auf ein tropisches Klima läßt sich daraus nicht schließen, einmal weil Lianen und Kletterpflanzen nicht auf den tropischen Regenwald beschränkt sind, andererseits, weil es nach dem Vorigen nicht angeht, die Klimm- oder Stützpflanzen des Steinkohlenwaldes mit den heutigen Lianen zu vergleichen.

Wir hatten eben gesehen, daß für die Betrachtung als Klimmpflanzen in erster Linie Farne und Farnsamer in Betracht kommen. Es gibt aber noch eine andere Pflanzenklasse in der Steinkohlenformation, für die man ebenfalls an eine derartige Lebensweise gedacht hat, die allerdings von anderen Seiten und z. B. auch von H. Potonié biologisch in ganz anderer Weise aufgefaßt wird. Wir meinen die Sphenophyllen oder Keilblättler. Wie bekannt, sind es Pflanzen mit gegliedertem Stengel ähnlich wie die Schachtelhalme, von denen sie sich jedoch in anderen Merkmalen gänzlich unterscheiden. Sie tragen wie diese an den Stengelgliedern quirlig stehende Blätter, meist in einem Mehrfachen von drei, die typisch umgekehrt keilförmig sind, woher die Pflanzen ihren Namen bekommen kaben. Die Blätter sind entweder (meist) vollspreitig, von einer Anzahl sich gabelnder Adern durchzogen, oder, was bei manchen Arten an derselben Pflanze beobachtet wird, mehr oder weniger tief zerschlitzt, ja einige tragen überhaupt nur zerschlitzte Blätter. Bei den mit beiden Arten von Blättern versehenen Formen sitzen die vollspreitigen an den dünneren, die feinzerteilten meist an den dickeren (unteren) Teilen der Stengel oder an den die zapfenförmigen Blüten tragenden Stielen. Die Anatomie dieser Pflanzen ist recht gut bekannt. Sie zeigen im Zentrum des Stengels ein Leitbündel mit deutlichem Dickenzuwachs (Holzkörper). Das Leitbündel ist umgeben von einem Rindenteil, der an der Außenseite oft Auszackungen zeigt, entsprechend den Riefen, die auch an den Stengeln sichtbar sind, die in Form von Abdrücken gefunden werden. Die einen Forscher, namentlich Potonié, erblicken in den Sphenophyllen im Wasser lebende Pflanzen, wobei die mit zweierlei Blättern (ganzen und zerschlitzten) als Schwimmpflanzen vorgestellt werden, mit den vollspreitigen Blättern auf der Wasseroberfläche, den zerschlitzten im Wasser untergetaucht. Es wird

hierbei gewöhnlich, was viel Verführerisches an sich hat, auf das Beispiel lebender Schwimmpflanzen hingewiesen, von denen die auf der Wasseroberfläche schwimmenden wie die Seerosen, Froschbiß (*Hydrocharis*) und andere runde unzerschlitzte Schwimmblätter tragen, während andere untergetaucht lebende wie z. B. *Myriophyllum*, *Ceratophyllum*, *Hottonia* mit Vorliebe fein zerschlitzte Blätter zeigen, noch andere beide Blattformen besitzen. Die vollspreitigen Blätter sind dann ebenfalls Schwimmblätter, die fein zerteilten untergetaucht. Die zapfenförmigen Blüten sollen dann ähnlich wie bei unseren Laichkräutern (*Potamogeton*) usw. aus dem Wasser herausgeschaut haben. Nach diesem Modus ist auch diese Pflanze auf dem Titelbild dargestellt. Es läßt sich nicht leugnen, daß diese Auffassung viel für sich hat und, wenn man will, kann man vielleicht in einem vom Verfasser hervorgehobenen Umstand eine Bekräftigung dieser Auffassung sehen. In der sogenannten Plattelkohle von Nürschan bei Pilsen finden sich neben anderen Pflanzen (und Tierresten) auch verhältnismäßig zahlreiche Sphenophyllen, die eine auffallend gute Erhaltungsweise im Verhältnis zu anderen Pflanzenresten darin zeigen. Man kann, was natürlich noch nachgeprüft werden müßte, auf die Idee kommen, daß die Sphenophyllen in dem ehemaligen Schlamm autochthon seien und dadurch besser erhalten erscheinen als die übrigen offenbar hineingeschwemmten Pflanzen.

Es gibt jedoch eine Anzahl von Forschern und zwar sehr angesehene Namen, wie Zeiller, Seward u. a., die eine andere Lebensweise der Sphenophyllen annehmen, und zwar stellen sie sich dieselben als klimmende Pflanzen vor. Es läßt sich nicht leugnen, daß die Stengelanatomie mit dieser Auffassung eigentlich in besserem Einklang steht, als mit der anderen. Der Mangel von Lücken im Gewebe (vergl. S. 24), die ja bei Wasserpflanzen stereotyp sind, ist ein Merkmal, was gegen ein Wasserleben sprechen kann. Daß das Leitbündel zentral gelegen ist, würde sich mit der Auffassung einer sich stützenden oder überhängenden Pflanze recht gut vertragen. Und auch die Rinde zeigt kaum Skelettelemente, was sie allerdings bei Wasserpflanzen ja auch nicht tut. Ein sehr ernster in Rechnung zu ziehender Umstand, der von den übrigen Forschern noch nicht herangezogen zu sein scheint, ist die verhältnismäßige Steifigkeit der äußerlich verhältnismäßig zart und dünnspreitig aussehenden Blätter. Man bemerkt sehr häufig, daß bei Sphenophyllen, die in Tonschiefer eingebettet sind, und zwar

auch bei solchen mit fein zerschlitzten Blättern wie *Sphenophyllum myriophyllum*, die Blätter nicht parallel den Schichtungsflächen liegen, sondern senkrecht oder schräg dazu stehen, was auf eine verhältnismäßig beträchtliche Starrheit hinweist, die man doch bei Wasserpflanzen nicht vermuten sollte. Noch niemals habe ich auch bei großen Sphenophyllen, wie *Sph. majus* gesehen, daß die Blätter etwa umgelegt, geknickt wären. Was man beobachtet, ist höchstens eine Zerreißung und Zerfransung in der Längsrichtung. Es wäre von Interesse an Struktur bietenden Stücken einmal auch die Anatomie der Blätter studieren zu können, was, soviel mir bekannt ist, bisher mangels geeigneter Funde noch nicht möglich gewesen ist. Wir haben also in den Spenophyllen möglicherweise noch eine weitere Kategorie von Klimmpflanzen (? Hängepflanzen) der Steinkohlenflora, die bei der Häufigkeit ihrer Arten durch ihre Menge entschieden ins Gewicht fallen. Es liegt uns jedoch fern, hier eine Entscheidung herbeiführen zu wollen, welche von beiden Ansichten die richtige sein mag. Die Vorführung dieses Beispiels zeigt außerdem, wie schwierig es oft ist, die biologischen Verhältnisse selbst gut bekannter fossiler Pflanzen zu rekonstruieren und zu wie verschiedenen Auffassungen man dabei kommen kann.

Eine von Potonié, z. B. Entstehung der Steinkohle (6. Auflage, S. 168), besonders betonte Eigentümlichkeit mancher Steinkohlenbäume ist die Stammbürtigkeit der Blüten (Kauliflorie). Die Kauliflorie ist heutzutage eine besonders an tropischen Gehölzen des Regenwaldes auftretende Erscheinung; die Blüten brechen nicht aus terminalen Zweigen, sondern aus dickeren Zweigen und den Stämmen seitlich hervor, wie es z. B. bei dem Kakaobaum bekannt ist. Die Zahl der kaulifloren Bäume ist z. B. nach Diels (z. B. Slg. Göschen, 389, S. 78) in den tropischen Regenwäldern am größten. Geringer ist die Anzahl solcher Bäume in den subtropischen Regenwäldern, in unseren Breiten fehlen solche Gewächse ganz. Potonié sagt a. a. O.: „Bei den Bäumen mit stammbürtigen Blüten übernimmt gewissermaßen die ganze Laubkrone diese Aufgabe (Assimilation), während die Arbeit des Blühens und Fruchtens den älteren Ästen und dem Hauptstamme übertragen wird. Es ist vielleicht der durch die dichte schnellwüchsige tropische Vegetationsdecke verursachte Kampf ums Licht, der sich darin ausspricht, daß die lichtbedürftigen Laubblätter oft ganz ausschließlich den Gipfel einnehmen, während die Fortpflanzungsorgane an den Teilen der Pflanzen auftreten, wo sie die ausgiebige

Lebensverrichtung der Laubblätter nicht behindern." Er sagt weiter: „Bei den Resten aus dem Karbon sind solche (d. h. kauliflore) Blüten häufig, so bei manchen Kalamarien und Sigillarien." Man muß hierbei bedenken, daß die einzigen Gewächse, bei denen von allen Forschern einhellig Kauliflorie angenommen wird, die Sigillarien sind. Andere Lepidophyten sollen diese Erscheinung nach früheren Annahmen zwar auch zeigen; bei dieser Annahme stützte man sich auf das Vorhandensein von schüsselförmigen, zweizeilig stehenden Narben, in denen man sich Zapfen sitzend dachte (wie bei *Ulodendron*, *Bothrodendron* und einigen Lepidodendren). Von dieser Annahme ist man indes besonders durch den neueren Fund von Renier bei *Bothrodendron* wohl abgekommen, der nachwies, daß aus den Schüsseln beblätterte, sich beim Austritt fast sofort gabelnde Zweige abgingen, die möglicherweise allerdings ihrerseits am Ende Zapfen getragen haben können, die aber dann nicht mehr als kauliflor bezeichnet werden können. Vielmehr stellen diese ulodendroiden Zweigansätze nur eine sehr eigentümliche Verzweigung dar, bei der sehr wahrscheinlich die Zweige unter Ausbildung eines Abtrennungsgewebes nach einer gewissen Zeit abgeworfen wurden (Watson, Ann. Bot. 28, 1914, S. 482). Wie oben bemerkt, bleiben also als kauliflor unter den Steinkohlenpflanzen nur die Angehörigen einer Familie, nämlich die Sigillarien übrig. Es ist möglich, daß bei diesen wenig oder gar nicht verzweigten Bäumen das Vorhandensein der kaulifloren Zapfen von Potonié mit Recht als auf das Vorhandensein eines feucht-warmen Klimas gedeutet wird. Auf ein tropisches Klima daraus zu schließen, würde indes zu weit gehen. Bei den kaulifloren Bäumen des heutigen Regenwaldes haben wir ja gerade die Erscheinung, daß sich diese Eigentümlichkeit durchaus nicht an gewisse Familien bindet, da diese Erscheinung z. B. bei den Kolabäumen, beim Kakaobaum (Sterculiaceen), bei Leguminosen, und noch anderen vorkommt. Es kann also sein, daß es sich bei den Sigillarien nicht um eine physiologische, sondern um eine spezifische Eigentümlichkeit handelt. Der physiologische Sinn der Kauliflorie bei den heutigen Pflanzen ist ja auch noch unklar. Bei der Art des gipfelständigen Blattschopfs der Sigillarien und der dichten Stellung ihrer Blätter hätte auch wohl sowohl die Plazierung zahlreicher Zapfen am Ende des Baumes, also zwischen den Blättern Schwierigkeiten gemacht bezw. wäre unpraktisch gewesen. Die zylinderputzerartige Statur des beblätterten Sigillarienstammes läßt

es im Gegensatz z. B. zu den reich verzweigten, teilweise hängenden Lepidodendronzweigen durchaus angebracht erscheinen, die Zapfenansätze außerhalb der „Laubkrone", wenn man den einfachen Blattschopf so bezeichnen will, zu plazieren. Wir können zusammenfassend sagen, daß man mit der Beurteilung der Kauliflorie der Sigillarien vorsichtig sein muß, daß sie einerseits auf diese Familie beschränkt ist, andererseits vielleicht in der überaus sonderbaren Statur dieser Bäume mitbegründet liegt.

Dagegen kann man Potonié wiederum in der Verwertung anderer Merkmale der Steinkohlenpflanzen wohl recht geben, die nach ihm auf ein feuchtes Klima, eine hohe Luftfeuchtigkeit schließen lassen. Er weist a. a. O. S. 170 mit Recht darauf hin, daß die meisten Steinkohlenpflanzen und vor allem die zum Teil sehr großflächigen Blätter der Farne und farnartiger Gewächse meist vollständig kahl und glatt sind, mit anderen Worten, daß Behaarung eine seltene Erscheinung in dieser Flora war. In der Tat kann man die eigentlich und nennenswert behaarten Blätter dieser Flora an den Fingern herzählen. Am bekanntesten sind die überdies keineswegs besonders dicht stehenden Haare von *Neuropteris Scheuchzeri*, neben denen besonders bei einigen *Pecopteris*-Arten eine papillös filzige Behaarung zu bemerken ist, wie z. B. bei *Pecopteris Miltoni*, *P. vestita* und einigen anderen. Auch bei einigen weiteren *Neuropteris*-Arten seltener Art sind Härchen bemerkt worden. Die Blätter der Lepidophyten scheinen durchweg glatt gewesen zu sein. Bei den Kalamiten hat man bei einigen großen *Annularia*-Blättern ebenfalls eine filzige Behaarung bemerkt (*A. westfalica* Stur). Im großen und ganzen ist jedoch diese Erscheinung ziemlich selten. Häufiger tritt bei den Farnblattstengeln eine mehr oder weniger dichte Besetzung mit schuppenartigen oder drüsenartigen steifen Spreuschuppen auf, wie sie bei heutigen Farnen auch der feuchten Gebiete gewöhnlich sind. Diese Erscheinung findet sich nicht nur bei eigentlichen Farnen wie z. B. bestimmten *Pecopteris*-Arten (*Pecopteris pennaeformis*, *P. Volkmanni* u. a.), sondern auch bei Farnsamern, wie z. B. der bekannten *Sphenopteris Höninghausi*, bei der die drüsige Beschuppung eine große Rolle bei der Identifikation der einzelnen Teile der Pflanze gespielt hat. Da stärkere Bespreuschuppung auch bei den Farnen feuchtwarmer Klimate von heute auftritt, kann man auch für die Steinkohlenpflanzen daraus nicht etwa auf xerophytische Charaktere der betreffenden Pflanzen schließen, und auch die geringe Anzahl der

damaligen Pflanzen mit wirklich behaarten Blättern spricht ja in derselben Richtung.

Ähnlich wie die geringe Behaarung der Pflanzenteile kann die Glätte und Borkenlosigkeit fast aller damaligen baumartigen Gewächse gedeutet werden. Wir hatten schon öfter auf den Umstand hingewiesen, daß eine Borkenbildung, d. h. eine Abstoßung oder ein Zerreißen der äußersten Rindenteile der Bäume durch Einschaltung von Korkzonen (Periderm) in der Rinde wie bei den heutigen Bäumen im Karbon unbekannt ist. Nur an der Basis älterer Sigillarienstämme ist die primäre, die deutlichen Blattnarben zeigende Rindenskulptur unter Abwerfung der äußersten Rindenschichten beseitigt worden, so daß die zwei sogenannten Parichnosnarben, zum Teil in außerordentlich vergrößerter Form und unter Verzerrung ihrer ursprünglichen Lage, auf der Rindenoberfläche sichtbar sind. Daß diese Skulptur in solchen Fällen (Abb. 7) wirklich primär ist, hatten wir schon S. 25 erläutert. Bei den Lepidodendren ist dagegen eine Abstoßung der charakteristischen Polsterskulptur des Stammes nicht oder nicht mit Sicherheit bekannt; es wuchsen vielmehr selbst die äußersten Rindenteile einschließlich der Hautgewebe mit dem ganzen Stamm in die Dicke, so daß die Gewebe einschließlich der Epidermiszellen lebend und teilungsfähig gewesen sein müssen; dies gilt auch für die Sigillarien mit Ausnahme der Basalteile älterer Stämme. Man kann bei dieser Sachlage wohl weiter annehmen, daß die Epidermis der Stämme selbst meist nur schwach verkorkt war, und eine solche Epidermis ist natürlich nur in sehr feuchter Atmosphäre erhaltungs- und lebensfähig. Ist doch gerade bekannt, daß Gewächse in trockenen Klimaten wie die Kakteen, Aloe, Bromeliaceen sich durch die Ausbildung eines mehrschichtigen, ganz abnorm dicken Hautgewebes auszeichnen. Man kann also mit Potonié wohl zugeben, daß die Eigentümlichkeiten der Rinde der karbonischen Lepidophyten sich mit der Annahme eines sehr feuchten Klimas vertragen.

Eine wichtige Rolle für die Beurteilung der klimatischen Verhältnisse der Steinkohlenformation und klimatischer Verhältnisse der Vorzeit überhaupt, spielen die Zuwachszonen der ehemaligen Holzgewächse, die u. a. schon von Unger, später besonders vom Verfasser bei der Behandlung solcher Fragen herangezogen worden sind. Wir hatten über diese Probleme, die in neuerer Zeit durch die Äußerungen verschiedener Autoren wieder in den Vordergrund des Interesses geschoben worden sind, uns bereits früher eingehend

geäußert und waren zu dem Resultat gekommen, daß ein Standpunkt, wie er namentlich von Antevs eingenommen wird, als unrichtig und übertrieben bezeichnet werden muß. Als schief und ebenfalls unrichtig sind auch verschiedene anderweitige Äußerungen anderer Autoren zu bezeichnen. Auch hierauf hatten wir bereits früher Bezug genommen. Wir können uns demgemäß hier damit begnügen, auf S. 43 ff. zu verweisen, und bemerken hier nur zusammenfassend, daß nach wie vor die Zuwachszonenlosigkeit aller Steinkohlenbäume, die sekundäres Dickenwachstum aufweisen, eines der wichtigen Kriterien für die Beurteilung des Klimas bildet, unter dem die Flachlandsflora und damit die Steinkohlenmoore gebildet worden sind. Im Zusammenhang mit der Diskussion der klimatischen Eigentümlichkeiten der Steinkohlenflora kann auch eine andere Frage aufs Tapet gebracht werden, die durch die Arrhenius-Frechschen Publikationen viel besprochen und auch in der populären Literatur mit Vorliebe herangezogen worden ist. Das Wachstum der Steinkohlenflora erschien den Autoren ihrer Vorstellung nach als ein so extrem üppiges und verschwenderisches, daß sie ganz besonders günstige Vegetationsumstände für diese Pflanzenwelt annehmen zu müssen glaubten. Einen solchen besonders günstigen Umstand glaubte man in dem Vorhandensein eines größeren Prozentsatzes von Kohlensäure in der atmosphärischen Luft vermuten zu können. Arrhenius hatte durch Versuche die Anschauung gewonnen, daß bei einem erhöhten Kohlensäuregehalt der Luft die Absorptionsfähigkeit der Luft für Wärmestrahlen verstärkt und gleichzeitig die Wärmestrahlung des Bodens vermindert würde. Frech, der einer der Vertreter der Hypothese eines kühlen Steinkohlenklimas war, hatte die Arrheniusschen Anschauungen aufgegriffen und mit deren Hilfe die Hypothese von einem höheren günstigeren Kohlensäuregehalt der karbonischen Luft zu stützen versucht. Die vielen Kohlenflöze sollten gewissermaßen den durch die Vegetation dargestellten konservierten Niederschlag der Kohlenstoffsubstanz des Kohlensäurereichtums der Luft darstellen. Der erhöhte Kohlensäuregehalt der Luft dieser Zeiten sollte mit der starken gebirgsbildenden und vulkanischen Tätigkeit auf der Erde während der Steinkohlenzeit in Verbindung stehen, indem besonders die vulkanischen Erscheinungen zahlreiche Kohlensäureexhalationen mit sich gebracht und im Gefolge gehabt hätten, die die genannte Wirkung der Erhöhung des Kohlensäuregehalts der Luft mit sich gebracht hätten. Gegen diese Hypothese ist schon oft und mit Recht

eingewandt worden, daß die vulkanische Tätigkeit als Folgeerscheinung der Gebirgsbildung erst nachkarbonisch, jedenfalls nach Ablauf der Hauptflözbildungszeit eingesetzt hat, nämlich im Rotliegenden, welches ja, wie allgemein bekannt ist, eine Zeit enormer vulkanischer Eruptionen und Ergüsse war. Nach der Frechschen Hypothese hätte aber eine solche vulkanische Tätigkeit bereits mindestens im mittleren produktiven Karbon in großartiger Weise in die Erscheinung treten müssen, wenn man überhaupt eine Beeinflussung des Kohlensäuregehalts der Luft durch solche Vorgänge zu damaliger Zeit annehmen will.

Es ist ja durch Experimente, die gerade in neuerer Zeit zur praktischen Verwertung in die Praxis übersetzt worden sind, nachgewiesen, daß tatsächlich der jetzige Kohlensäuregehalt der Luft (0,04 %) keineswegs der günstigste für die Pflanzenwelt ist, sondern daß ein erhöhter Kohlensäuregehalt, ca. 0,3—0,4 %, das Pflanzenwachstum wie eine Bodendüngung zu fördern geeignet ist. Man hat in Westfalen gerade vor Längerem angefangen, die Benutzung von Hochofenabgasen zur Beförderung der Ergebnisse des Pflanzenbaues erfolgreich anzuwenden. Es läßt sich aber nicht erweisen, ob etwa irgend wann in früheren Perioden ein solcher höherer, mehr optimaler Kohlensäuregehalt von Natur in der Luft vorhanden gewesen ist. Eine Notwendigkeit, einen solchen anzunehmen, besteht nicht. Wir haben auch unter den heutigen Verhältnissen bei sonst günstigen Bedingungen besonders in den Regenwäldern, überhaupt unter dem Einfluß eines ozeanischen Klimas eine so üppige Vegetation, daß wir für die Steinkohlenmoorflora nichts Üppigeres zu verlangen brauchen. Der Grund für die Menge der in der Steinkohlenformation in den Flözen aufgestapelten Pflanzensubstanz ist nicht so sehr in dem Vorhandensein abnorm günstiger Vegetationsbedingungen zu suchen, sondern in dem Vorhandensein günstiger Erhaltungs- und Aufhäufungsbedingungen, die in der Eigentümlichkeit der damals in den betreffenden Regionen vorhandenen, ausgedehnten Senkungsfelder lagen. Es sei auch hier noch einmal betont, daß man in Europa und auch wohl in Nordamerika zu sehr gewohnt ist, das Kohlenphänomen vom Standpunkte der allerdings in Europa in der Kohlenmenge außerordentlich bevorzugten Steinkohlenformation anzusehen. Es ist dies jedoch keineswegs die einzige Kohlenformation; sie ist nur durch die Lage und die geschichtlichen Umstände in Europa am längsten in Ausnutzung und tritt in ihrer Bedeutung durch die

Aufhäufung aller möglichen Industriezweige in ihrer Umgebung auf der Erde mehr in die Erscheinung, als es bei anderer topographischer Lage und bei anderem Verlauf der Geschichte der menschlichen Industrie gewesen wäre. In Ostasien, speziell in China und Sibirien, spielen jurassische und permokarbonische Steinkohlenlager eine vielleicht ebenso große Rolle wie die eigentlich karbonischen bei uns, die dort eigentlich überhaupt keine Rolle zu spielen scheinen. Denn schon im Paläozoikum selbst bemerkt man dort eine Verschiebung der Kohlenbildungszeit in das Permokarbon, nach Frechs Annahme, die ich allerdings für unrichtig halte, sogar ins Rotliegende. Um es noch deutlicher zu sagen: die Schichtenfolge der amerikanisch-europäischen Karbonsteinkohlenbildung, die man gewöhnlich bei dem Namen „Steinkohle" sofort ins Auge faßt, ist in diesen ganzen Gebieten fast kohlenleer[1]). Die eigentliche Steinkohlenbildung beginnt dort ungefähr zur selben Zeit, wie die ältere Gondwanakohlenbildung Ostindiens und der Südhemisphäre, im Permokarbon, also viel später und jedenfalls zu einer Zeit, wo bei uns die Kohlenbildung zwar nicht ganz aufgehört hatte, aber es doch nur zur Ausbildung lokaler, wenig mächtiger und wenig aushaltender Kohlenvorkommen gebracht hat.

Ein zweiter Abschnitt des Kohlenreichtums ist für Ostasien der Jura, wiederum eine Formation, die bei uns in Europa bis auf lokale, allerdings oft keineswegs unbedeutende Vorkommnisse außerordentlich kohlenarm ist. Es ist sehr gut denkbar, daß, wenn der erste größere Kohlenbergbau in China und Ostasien auf Jurakohlen eingesetzt hätte und seinerseits um sich all die Anlagen der Kohlen verbrauchenden Industrien versammelt hätte, daß man dann für diese Jurakohlen ähnliche Hypothesen aufgestellt hätte, als man es

[1]) Manche Geologen (vgl. Bubnoff, Kohlenlagerstätten Rußlands, 1923, S. 168), spielen für das Kuznezker Becken am Altai mit eindeutig permokarbonischem und permischem Charakter mit dem Gedanken, daß es sich um etwa mittelkarbonische Schichten handeln könne, da die Tierreste hierfür sprechen, denen man in diesem Falle wohl den Vorrang lassen müsse. Ich muß es als vollkommen ausgeschlossen bezeichnen, eine Konzession in diesem Maße nach unten zu machen. Wir können bei dem auch schon vor dem Erscheinen der Zalesskyschen Bearbeitung völlig eindeutig alt-permischen bis permokarbonischen Charakter der Kuznezkflora diesem Becken unmöglich eine Separatstellung im Rahmen der ganzen Permflorengebiete einräumen. Sonst geht es uns wie im Harz usw. mit der „silurischen" Lepidophytenflora. Es muß da mit der Fauna etwas nicht in Ordnung sein, sonst könnte ein solcher Gedanke gar nicht aufkommen. Die marine Fanna hat im Karbon schon öfter Streiche gespielt, wie die Gleichstellung der Ostrauer Schichten Oberschlesiens mit der Ruhrmagerkohle durch Klebelsberg zeigt.

jetzt für die heimischen Steinkohlen getan hat. Man käme also in verschiedenen Formationen zu der Annahme, daß in der einen Region der Erde der Kohlensäuregehalt hoch, in der anderen niedriger gewesen wäre, was offenbar ein Nonsens wäre. Mit demselben Rechte können spätere Geologen auch für das Tertiär und für die bei den Verhältnissen der heutigen Flora besonders bevorzugten Gebiete ebenfalls eine andere Zusammensetzung der Atmosphäre annehmen, womit sie natürlich offenbar auf dem Irrwege wären. Hätten wir heute derartige Senkungsgebiete wie zur Zeit großer Kohlenbildungszeiten an verschiedenen Punkten der Erde, so würden besonders an den Stellen mit günstigeren Vegetationsverhältnissen auch jetzt sich Flözfolgen eingebettet in Sedimentgesteinen aufhäufen. Man kann, wenn man will, die tertiäre und die postglaziale Moorbildung in Deutschland als ein bis zu gewissem Grade verwandtes und sich fortsetzendes Phänomen auffassen, wenn auch Braunkohlenmoor und diluviales oder postdiluviales Moor etwas recht Verschiedenes sind. Ein Geologe, der in einer Zeit nach vielen Millionen Jahren die Ablagerungen unserer Gegenden untersuchen würde, würde vielleicht das jüngere Tertiär (Braunkohlentertiär) mit den späteren diluvialen und alluvialen Torfbildungen zusammen als ein sich fortsetzendes, wenn auch durch die Eiszeit zeitweise unterbrochenes einheitliches Phänomen ansehen, wobei die späteren Torfmoore in ähnlicher Weise als abflauender Ausklang der Kohlenbildung erscheinen könnten wie die permokarbonischen Flözchen als Nachklang unserer Karbonflöze. Hierbei muß allerdings bemerkt werden, daß diese eventuellen späteren Geologen zu dieser Wertung wahrscheinlich aus dem Grunde nicht kommen werden, weil der Mensch gerade in Europa auf die Dauer von all diesen Lagerstätten ebenso wenig etwas übrig lassen wird, als von den älteren Steinkohlen. Ähnlich wie in den Gondwanagebieten zur Zeit unseres Perms eine Eiszeit die eigentliche Steinkohlen- und Permzeit trennte, so würde unsere letzte Eiszeit als episodische Trennung der Tertiärkohlen und der jetzigen noch als Torf vorhandenen in die Erscheinung treten.

Andere Gebiete der Erde, wo eine Moorbildung in der Jetztzeit vorhanden ist und eine Tertiärkohlenbildung ebenfalls, wohin aber die Vereisung nicht gedrungen ist, würden sich verschieden von diesem Bilde ausnehmen. Noch andere Gegenden der Erde sind heute und waren im Tertiär kohlenlos. Es wäre natürlich gänzlich verkehrt, wenn diese künftigen Geologen

etwa für Gegenden mit bevorzugter Kohlenbildung in der Tertiär- und Jetztzeit ebenfalls wieder einen höheren Kohlensäuregehalt der Luft annehmen wollten. Auch für das Tertiär als zweite Hauptkohlenbildungszeit hat aber Frech einen höheren Kohlensäuregehalt der Luft angenommen. Auch hier kann man darauf hinweisen, daß ein großer Teil der Eruptionen, die hier in Frage kommen, erst ins jüngere Tertiär fällt, daß also die Exhalationen dieser Ausbrüche die ältere Braunkohlenbildung im Tertiär gar nicht beeinflußt haben können. Die Abnahme des Kohlensäuregehalts der Luft im Verlaufe der Kohlenbildungsperioden soll aber nach Frech regelmäßig zu einer starken Abkühlung der Luft geführt haben, die schließlich in einer Eiszeit gipfelte. In der Tat haben wir im Paläozoikum die permokarbonische Eiszeit, nach dem Tertiär die letzte diluviale Eiszeit. Indes kann man die permokarbonische Eiszeit nur außer jedem Zusammenhang mit der Frage der Luftbeschaffenheit der heimischen Steinkohlengebiete behandeln, da auf der Nordhemisphäre, jedenfalls im Bereiche der europäisch-amerikanischen Steinkohlenflora, keine Spuren einer Vereisung trotz eifrigen Suchens danach gefunden wurden. Zwar hat Frech früher in der Auffindung einiger gekritzter Geschiebe in einem Konglomerat der westfälischen Steinkohlenformation, das dem Rotliegenden zugerechnet wird, Anzeichen einer solchen sehen wollen, und neuerdings behaupten einige amerikanische Forscher, daß u. a. in der Nähe von Boston ebenfalls eine Grundmoräne der nördlichen jungkarbonischen Eiszeit gefunden sei. Den ersteren Fund wird wohl niemand mehr als Zeugen einer heimischen permokarbonischen Vereisung ansprechen, und auch bei der Beurteilung der Vorkommen in Nordamerika wird höchstwahrscheinlich mehr der Wunsch der Vater des Gedankens sein.

Wir sind damit bereits mehr in den Bereich der auf die Steinkohlenperiode folgenden Rotliegendzeit gekommen. Wir hatten eben bereits betont, daß Frech und andere Forscher für das Rotliegende im Hinblick auf ihre Hypothese eine Abkühlung des Klimas annehmen, indem sie versuchen, das permische Eiszeitphänomen über größere Flächen der Erde auszudehnen, als es nach unseren Kenntnissen tatsächlich eingenommen hat. Wie stellt sich zu dieser Annahme die ja noch recht reichlich gerade aus Deutschland und Mitteleuropa bekannte Pflanzenwelt des Rotliegenden? Wir werden von ihr auch eine Beantwortung der

Frage erwarten können, ob etwa andere Forscher, die, gestützt auf die intensive Rotfärbung zahlreicher Gesteine im Rotliegenden, diesem wie Walther ein Wüstenklima zudiktieren möchten und in ihr gewissermaßen den Auftakt des Zechsteintrockenklimas erblicken, das zur Austrocknung des deutschen Zechsteinsalzmeeres mit seinen reichen Salzlagern geführt hat.

Sowohl vom systematischen als auch vom physiologischen Standpunkte aus ist die Rotliegendenflora sowohl bei uns als auch in Nordamerika mit der Steinkohlenflora als ein untrennbares Ganze verbunden. Wir kennen eine ganze Reihe von Arten, die aus den jüngsten Schichten der Steinkohlenformation unverändert und zum Teil noch als häufige integrierende Bestandteile in die rotliegenden Schichten hinaufgehen, wie z. B. *Pecopteris unita, arborescens, hemiteloides, Candolleana, Sigillaria Brardi, Annularia stellata* u. w. m. Wir können nicht annehmen, daß, da es sich um genau dieselben Arten handelt, diese in der Rotliegendzeit nennenswert andere Bedingungen für ihr Dasein beansprucht haben oder ertragen haben, als in der jüngeren Steinkohlenformation selber. Recht bemerkenswert erscheint mir für das jüngste Karbon und Rotliegende die Zahl der gemeinsamen großwedeligen *Pecopteris*-Arten, nach allgemeiner Annahme die Beblätterung der im Rotliegenden ja ebenfalls häufigen Psaronien-Farnstämme. Das sieht nach allem andern eher aus als nach Trockenklima.

Andererseits charakterisiert sich die Rotliegend-Pflanzenwelt als der Ausklang der gesamten Steinkohlenflora. Neben solchen Gruppen, Gattungen und Arten, die noch persistieren, sind solche zu nennen, die im Rotliegenden bereits außerordentlich selten sind oder gar fehlen, deren Dasein also mit dieser Periode seinen Abschluß erreicht. Wiewohl z. B. Sigillarien, Cordaiten, Calamiten, Sphenophyllen u. a. noch häufige und charakteristische Rotliegendfossilien sind, während z. B. Lepidodendren und viele Typen der Pteridospermen bereits ausgestorben sind, verschwindet doch mit dem Ende des Rotliegenden bis auf außerordentlich spärliche Residuen, die sich in der Kupferschieferflora des unteren Zechsteins noch bemerkbar machen, die gesamte karbonische Pflanzenwelt, und zwar offenbar nicht nur bei uns, sondern auf der Erde überhaupt. Man wird dieses Aussterben natürlich nicht als absolut gleichzeitig sich vorstellen können, womit man ja wieder in die alten Katastrophenhypothesen zurückfallen würde. Es ist natürlich damit nur gemeint, daß innerhalb

größerer Zeiträume, die sich um diese Perioden herumschließen, diese paläozoischen Floren erloschen. Am zahlreichsten sind die uns erhalten gebliebenen Pflanzenreste des älteren Rotliegenden, wo sie meist in der Nähe oder in Begleitung recht unbedeutender Flöze dieser Periode z. B. im Harz, in Thüringen, in Sachsen, in Saarbrücken, in Zentralfrankreich usw. in reichlicher Menge gefunden worden sind. Ein positiver Unterschied der Rotliegend-Flora gegen die Steinkohlenflora besteht eigentlich nur in dem Neuauftreten einiger weniger Pflanzengruppen, wie einiger Pteridospermen, so den für das Rotliegende so charakteristischen *Callipteris*-Arten; von Koniferen erscheinen die ersten Nadelhölzer, die Walchien. Zieht man die Gesamtphysiognomie der Rotliegend-Flora insbesondere im Verhältnis zu derjenigen der oberen Steinkohlenperiode, wie sie in den Ottweiler und Wettiner Schichten repräsentiert wird, in Betracht, so ergibt sich bis auf diese geringen systematischen Unterschiede physiognomisch dasselbe Bild. Es ist schon bei bloßer Betrachtung der Zusammensetzung der oberen Steinkohlen- und Rotliegend-Flora nicht möglich, für die letztere irgendwie nennenswerte andere Vegetationsbedingungen anzunehmen, als für jene. In dieser Auffassung wird man bestärkt durch das Verhalten der Gewächse mit sekundärem Dickenzuwachs. Es ist in der Tat eine ebenso unbestreitbare wie in mancher Beziehung merkwürdige Tatsache, daß die Stämme der Rotliegendbäume, als welche in erster Linie Kordaiten- und Walchienstämme in Frage kommen, ebenso wenig Andeutungen von periodischen Zuwachszonen zeigen wie die der Steinkohlenformation. Zwar findet man in der Literatur zuweilen entgegengesetzte Angaben und zwar sowohl in der europäischen als auch in der amerikanischen Literatur. Auch für gewisse Gegenden und Perioden der Steinkohlenzeit selber findet man die Behauptung, daß periodische Zuwachszonen bemerkbar seien. Geht man der Sache aber auf den Grund, so bleibt von der Zuwachszonenherrlichkeit wenig oder nichts übrig, und manche Autoren mögen um vorgefaßter Meinung willen den Tatsachen etwas Gewalt angetan haben. Es wäre auch bei der Übereinstimmung der Rotliegend-Flora und der karbonischen verwunderlich, da man also für sie offenbar, wie bereits gesagt, ähnliche Vegetationsbedingungen überhaupt annehmen muß, wenn die Zuwachszonenverhältnisse unserer Rotliegend-Flora andere wären als die der eigentlichen Steinkohlenflora. Offenbar verträgt sich all dies wenig mit der Anschauung eines trockenen oder gar wüstenartigen Klimas

des Rotliegenden. Mag das Klima in dieser Periode gewesen sein, wie es will: an den Stellen, wo die Rotliegend-Flora gewachsen ist, kann von Annahme eines Trockenklimas absolut keine Rede sein. Über das Rotliegend-Flora-Problem sind noch die Darlegungen S. 30 zu vergleichen.

d) Vegetationsverhältnisse der Gondwanaflora (antarkto-permokarbonische Flora)[1])

Die vermutlichen Vegetationsverhältnisse und Lebensbedingungen der Gondwana- oder *Glossopteris*-Flora bilden wegen der vielen damit zusammenhängenden allgemein geologischen-paläogeographischen und paläoklimatischen Verhältnisse wohl eine der interessantesten Fragen, die die fossile Pflanzenwelt überhaupt bietet. Am Ende der Steinkohlenformation oder, wie man gewöhnlich kurz sagt, zur Zeit des Permokarbons entwickelte sich in gewissen Teilen der Erde eine von der heimischen und amerikanischen (arktokarbonischen) gänzlich verschiedene Pflanzenwelt, deren Bindeglieder mit der älteren oberdevonischen und kulmischen Flora wir nicht kennen. Während sich bei uns und in Nordamerika der Entwicklungsverlauf der Steinkohlenflora als gleichartig leicht verfolgen und seine Art und Weise leicht feststellen läßt, ist dies in den Gebieten der *Glossopteris*-Flora nicht möglich. Wir hatten bereits vorn beim Betrachten der geographischen Verbreitung des Oberdevon und besonders der Kulmflora gesehen, daß sich Repräsentanten davon von ähnlicher Faktur wie die europäischen auch z. B. in Südamerika, Peru, Argentinien und in Westaustralien beobachten lassen; in dem letzten Falle mag allerdings unentschieden bleiben, ob diese Gewächse als Oberdevon oder kulmisch zu bewerten sind[2]). Die auf diese altkarbonischen Schichten folgenden Komplexe lassen uns leider in diesen Gebieten in bezug auf Pflanzenführung im Stich, und erst viel später erscheint eine uns recht fremdartig anmutende Pflanzenwelt, nach ihren häufigsten und charakteristischsten Angehörigen als *Glossopteris*-Flora bezeichnet; nach einem indischen Gebirge, wo sie besonders gut entwickelt ist, Gondwana-Flora genannt. Während unsere heimische

[1]) S. auch Kap. 5, 6; in diesem Abschnitt ist manches von früher wiederholt.

[2]) Nach Chapman (Victor. Natural. 34, 1917, p. 140ff.) darf man, wofür ich S. 103 auch plädierte, eher an Kulm denken.

Permokarbonflora als Folgeflora der Steinkohlenvegetation einen durchaus ähnlichen systematischen und physiognomischen Anstrich zeigt, wie die vorhergehende eigentliche Steinkohlenflora und durch diese wiederum auch mit der altkarbonischen Flora verbunden ist, ist in der *Glossopteris*-Flora von solchen Formen, die etwa an die ehemalige Kulmflora der Gondwana-Gebiete erinnern, keine Rede. Werfen wir einen kurzen Blick auf die verbreitetsten und eigentlichen Charaktergewächse der *Glossopteris*-Flora, so können wir als solche die folgenden nennen. Zunächst die Glossopteriden selbst. Gewächse mit wohl meist im Boden steckendem eigentümlichem Rhizom *(Vertebraria)*, deren Blätter lang zungenförmig, etwa bis fußlang, einfach und unzerteilt waren und wahrscheinlich in Schopfform nach Art unserer Büschelfarne aus dem Boden ragten. Am häufigsten sind von diesen Gewächsen die Blätter erhalten als einfache langzungenförmige Spreiten mit charakteristischer Maschenaderung; sie gehören zu den am leichtesten kenntlichen Pflanzenfossilien überhaupt. Man unterscheidet bei ihnen zwei Gattungen: *Glossopteris*, deren Blätter eine Mittelader zeigen, und die etwas formlosere *Gangamopteris*, die der Mittelader entbehrt (Abbildungen hierzu und den andern Gondwanapflanzen s. z. B. im „Lehrbuch", den „Leitfossilien 3" usw.). Die Natur dieser Gewächse, d. h. ob es Farne oder etwa nacktsamige Pflanzen waren, ist noch nicht bekannt. Doch scheint es bei dem Mangel von sicheren Sporangienfunden, von denen man doch bei der Unzahl der bekannt gewordenen Blattstücke einmal etwas hätte bemerken müssen, daß es sich nicht um Farne handelt. Demnächst wären zu nennen die an Verbreitung und an Häufigkeit mit den Glossopteriden wetteifernden *Nöggerathiopsis*-Arten, von denen speziell die eine, *N. Hislopi* Feistmantel, zu den gemeinsten Fossilien dieser Flora gehört. Die Blätter lassen sich am ehesten mit den Kordaiten unserer Steinkohlenflora vergleichen und dürften auch mit ihnen verwandt gewesen sein, sind aber von ihnen durch die häufig gegabelten Adern sofort zu unterscheiden. Weitere häufige Bestandteile finden sich unter den schachtelhalmartigen Gewächsen, von denen die als *Schizoneura* und *Phyllotheca* bezeichneten ebenfalls zu den häufigsten und verbreitetsten Formen gehören. Die erstere, von der sich auch in unserem Buntsandstein eine vielleicht ursprünglich aus den Gondwana-Gebieten zugewanderte Form befindet, ist bemerkenswert durch die nur zum Teil freien Blätter, die zum größten Teil und offenbar noch lange während der Vegetationszeit verwachsen blieben.

Es dürften Gewächse von Mannshöhe gewesen sein oder etwas darüber, deren Stengel stark an unsere feinriefigen Kalamiten erinnern. Bei *Phyllotheca* waren die Blätter am Grunde verwachsen, am Gipfel frei. Von diesem Gewächs kennt man auch die Blüten, die mir allerdings erst in zwei Fällen bekannt geworden sind; die Blüte ist nicht wie bei den Schachtelhalmen ein walzlicher Zapfen, der aus lauter Sporophyllen besteht, sondern zwischen je zwei unfruchtbaren Blattquirlen befinden sich jeweils eine ganze Anzahl von Sporangienträgern. Die Phyllotheken waren offenbar kleinere Gewächse als die Schizoneuren und dürften sich etwa in der Form wie unsere wenig verzweigten Schachtelhalme präsentiert haben (*Equisetum hiemale*). Weniger weit verbreitet, aber doch in mehreren echten Gondwana-Gebieten, nämlich in Ostindien und Australien gefunden ist eine Pflanze, die dem Habitus nach zu den bei uns wohlbekannten Keilblattpflanzen (Sphenophyllen) der Steinkohlenflora gehört: *Sphenophyllum speciosum* Royle. Ja von manchen Forschern wird diese Form als ein europäischer Einschlag in der Gondwana-Flora angesehen, und angesichts später zu schildernder Umstände hat diese Anschauung manches für sich. Da aber nur die vegetativen Teile bekannt sind und man über die Pflanze überhaupt ziemlich wenig weiß, so dürfte es besser sein, sich die Verwandtschaft mit unseren europäischen Formen nicht zu eng vorzustellen. Weitere ältere Gondwanaformen sind das *„Neuropteridium" validum* Feistmantel, bis zu gewissem Grade unserer *Cardiopteris* ähnlich, die ginkgoïden *Rhipidopsis*-Arten und einige seltenere Formen. Die geographische Verbreitung dieser natürlich im ganzen bedeutend formenreicheren Pflanzenwelt, von denen wir ja nur einige besonders häufige Formen vorgeführt haben, ist bisher an folgenden Punkten der Erde aufgefunden worden (s. Kärtchen S. 75). Vorderindien nördlich zunächst bis Kaschmir-Afghanistan (angeblich auch in Persien); in Bengalen; angeblich in Nordborneo, was aber noch der Nachprüfung bedarf; an verschiedenen Punkten Australiens, Tasmaniens, auch Neuseelands. Wir führen diese Insel hier gleich mit auf, obwohl mangels pflanzenführender älterer Schichten auf Neuseeland ältere als rhaetische Formen nicht bekannt geworden sind; aber es befinden sich unter ihnen solche, die sich eindeutig als Mitglieder der rhaetischen Folgeflora der *Glossopteris*-Flora kennzeichnen (*Dicroidium (Thinnfeldia) odontopteroides* und Verw. Ich erwähne dies, weil Arber und neuerdings Steinmann gewisse *Glossopteris*-ähnliche,

als *Linguifolium* bezeichneten Blätter von dort (nach Steinmann auch in Chile) wegen des Mangels der Maschenaderung weit von *Glossopteris* entfernt haben und demgemäß behauptet haben, daß das neuseeländische Gebiet niemals etwas mit dem Gondwanaland zu tun gehabt habe. Ich bin jedoch mit Seward der Meinung, daß dieses *Linguifolium Glossopteris* näher steht als jener Autor annimmt, und außerdem beweisen für mich die bereits erwähnten Dicroïdien die Zugehörigkeit zum Gondwanagebiet. In Südamerika ist die *Glossopteris*-Flora gefunden worden im westlichen Argentinien (San-Juan), in Südbrasilien (Rio Grande do Sul und Santa Katharina), zweifellos Spuren auch in Uruguay. In Südafrika im Kaplande, Natal, Transvaal, durch Mosambique (Zambesigebiet) bis Katanga, Deutsch-Ostafrika, Madagaskar. Außerdem sind neuerdings als besonders wichtig die durch die englische Scottsche Südpolarexpedition in 85° südlicher Breite mitgebrachten, durch Seward 1914 bekannt gemachten, zwar an Quantität geringen, aber zweifellosen Reste dieser Flora zu erwähnen. Ebenso überraschend wie dieser Fund waren die etwas früher auf Grund der Vermutungen von Nathorst durch Halle auf den Falklandsinseln gemachten (vergl. auch S. 73).

Die Frage entsteht, wie es mangels einer Verbindung zwischen dieser Flora und der älteren kulmischen und bei dem Fehlen von Formen der nördlichen Flora möglich gewesen ist, das Alter vergleichsweise zu bestimmen. Dieses ist möglich gewesen einmal durch Funde von Faunen, z. B. in Ostindien, besonders aber dadurch, daß trotz des vollständig selbständigen Verhaltens der *Glossopteris*-Flora doch an verschiedenen Stellen in ihrem Gebiet sich Repräsentanten der nördlichen Flora befunden haben. Besonders wichtig sind in dieser Beziehung die Funde in Brasilien, von wo schon Zeiller die Anwesenheit von Formen wie *Lepidodendron Pedroanum, Lepidophloios* bekannt gemacht hatte. Eine genaue Bearbeitung ist die von D. White im Relatorio final Comm. estud. minas 1908. Auch in Südafrika werden Spuren davon angegeben, insbesondere die auch in Südamerika angegebene *Sigillaria Brardi*, deren Übereinstimmung mit unserer heimischen bekannten permo-karbonischen Art mir indes nicht so sicher scheint, wie es die englischen und amerikanischen Autoren z. B. behaupten. In der australischen und ostindischen Gondwanaflora sind, abgesehen von dem oben erwähnten *Sphenophyllum* keine Andeutungen nördlicher Form zu finden.

Ein Fund, der um 1900 herum gemacht wurde und viel Aufsehen erregte, war die Entdeckung echter *Glossopteris*-Flora *(Glossopteris, Gangamopteris, Nöggerathiopsis* usw.) im nördlichen Rußland an der Dwina, der man auch die bereits früher durch Schmalhausen bekannt gemachte, aber geologisch dem Alter nach falsch gedeutete Petschoraflora anfügen kann. An der Dwina kommen diese Formen zusammen mit *Callipteris, Pecopteris* und anderen Formen von der Art unserer heimischen Permokarbonflora vor. Diese Funde, die unbegreiflicherweise noch nicht näher beschrieben sind, hatten zunächst durch ihre anscheinende Isoliertheit etwas außerordentlich Befremdendes, bis man merkte, daß auch an der permokarbonischen sibirischen Flora (S. 74) ebenfalls Gondwana-Elemente einen größeren Anteil nehmen als man dachte; besonders *Nöggerathiopsis*- und *Phyllotheca*-Arten spielen hier eine Rolle. Ja bis nach China und in die Mongolei kann man nach den Mitteilungen von Krasser, wenn auch untergeordnet, solche Spuren verfolgen, die sich wie Ausstrahlungen der ostindischen Gondwanaflora nach Nordost, Norden und Nordwest ausnehmen. Die Zalesskysche Flora des Angaralandes hat ja, wie wir schon früher sahen, ein helles Licht in diese mittel-asiatische Permflora geworfen.

Dieses Zusammenvorkommen der „europäischen" Formen mit den Gondwanaelementen zum Teil in den Gondwanagebieten, zum Teil in Sibirien und Rußland zeigt uns in aller Deutlichkeit, welches Alter etwa wir für die *Glossopteris*-Flora anzusetzen haben. Diese Pflanzenwelt muß sich etwa um die Wende unserer Steinkohlen-Rotliegendzeit dort unten entwickelt haben. In Brasilien liegen die Schichten mit den Lepidophyten nach White etwas höher als die der eigentlichen *Glossopteris*-Flora, und man kann wohl annehmen, daß schon in den Epochen etwa unserer Ottweiler Schichten[1]),

[1]) Von großer Wichtigkeit für die Altersfrage der Gondwanaflora sind die kürzlichen, mir erst während des Druckes bekannt gewordenen Mitteilungen Sewards (Annivers. adress, Quart. Journ. Geol. Soc. London, 1924, 80, S. LXXXVIII), daß Leslie neuerdings in Schiefereinlagerungen in Dolomitgestein unterhalb des Dwyka-Konglomerats (Grundmoräne der südafrikanischen permokarbonischen Vereisung) *Glossopteris* gefunden habe. Seward erblickt darin eine Bestätigung seiner Ansicht, daß die *Glossopteris*-Flora nicht nur permisch, sondern z. T. oberkarbonisch sei. Wir vertreten oben eine ähnliche Ansicht; allerdings glaube ich nicht, daß man nun von einer Überbrückung des gewaltigen Hiatus zwischen der Kulmflora der Gondwanagebiete und der älteren Gondwanaflora reden kann, zumal es sich in dem Fund von Leslie um *Glossopteris* selbst handelt. Man sollte unter Ansehung der australischen Verhältnisse z. B. über der Kulm-

also des oberen produktiven Karbons diese Flora ihre Entwicklung dort begann. Daß die genannten Lepidophyten von Norden her dorthin gewandert sind, ist anzunehmen, ebenso umgekehrt, wie wir oben bereits berührten, daß von Ostindien aus oder einem Gebietskomplex in dieser Gegend Formen der Gondwanaflora nach Norden vorgedrungen sind. Die Zeiträume, die etwa diese Pflanzenwanderungen in Anspruch genommen haben, spielen jedoch bei der ungeheuren Zeitdauer selbst nur von Teilabschnitten z. B. der Steinkohlenformation keine große Rolle. Geologisch, d. h. relativ genommen, gehört die permokarbonische Flora von Nordrußland, Sibirien mit der älteren *Glossopteris*-Flora zeitlich zusammen. Während gewisse Formen der *Glossopteris*-Flora verhältnismäßig „rasch" ausgestorben sind, wie z. B. die nur in den tieferen Schichten gefundene *Gangamopteris*, dauern andere Elemente bedeutend länger aus. Man kann im allgemeinen sagen, wie das Zusammenvorkommen mit anderen Pflanzen erkennen läßt, deren geologisches Alter uns aus anderen Gegenden bekannt ist, daß im allgemeinen etwa gegen Ende der Trias, etwa in der Rhätzeit, die Ausklänge der *Glossopteris*-Flora zu finden sind. Im unteren Jura, den man ja paläobotanisch häufig mit dem Rhät als Rhät-Lias zusammenfaßt, finden sich in Tonkin und anscheinend in Mexiko die letzten Residuen dieser einst so verbreiteten Pflanzenwelt zusammen mit einer echten Juraflora. In den Zwischenschichten der älteren permokarbonischen *Glossopteris*-Flora und der jüngsten rhätischen kann man das allmähliche Aussterben der Gondwanaflora recht gut beobachten. In dieser Beziehung ist die Gondwanaflora reicher

flora von dort zunächst eine dieser mehr ähnelnde Flora (d. h. von mehr europäischem Typus) erwarten, dann ein Schwinden dieser zu gunsten der folgenden Gondwanaflora. Dieses Bindeglied ist aber eben ganz unbekannt. Die Gondwanaflora kann nicht so auf einmal in den Gondwanagebieten aufgetreten sein. Was den Fund des Krebses *Pygocephalus* (Seward a. a. O.) in den „upper Dwyka shales" von Kimberley anlangt, eines Genus, das bisher nur aus dem Karbon (d. h. mittleren Prod. Karbon) von England und Amerika angegeben wird, so darf man diesen Fund auch nicht überschätzen, da bekanntlich bei der Spärlichkeit dieser Süßwasserformen im Karbon ihre Gesamtvertikalverbreitung vielfach nicht feststeht. Ich stimme insofern aber Seward zu, als eine Versetzung der älteren Gondwanaflora ins Perm wohl nicht das Richtige trifft; ich habe deswegen schon im „Lehrbuch" immer von „permokarbonisch" gesprochen, und im obigen findet man diesen Standpunkt ebenfalls vertreten. Auch unter Berücksichtigung der neuen Tatsachen wird man mit der *Glossopteris*-Flora kaum nennenswert unter die „Ottweiler Schichten" (oberes Oberkarbon, „Stephanian") heruntergehen können, die ja bei dem Ausdruck „permokarbonisch" gerade mitgemeint sind; der Hiatus zwischen der „kulmischen" Flora der Gondwanagebiete und der Gondwanaflora selbst wäre damit nicht behoben.

als unsere heimische, deren Formenwelt uns im Zechstein, Buntsandstein und Muschelkalk nur außerordentlich spärlich aufbewahrt geblieben ist. Hierauf und auf die Gründe dieses Mißverhältnisses haben wir weiter hinten aufmerksam gemacht.

Ein höchst interessantes Phänomen steht in engster Verknüpfung mit der Gondwanaflora: die „permokarbonische" Vereisung, meist kurz und weniger richtig als permische Vereisung bezeichnet. In Südafrika, in Ostindien, in Australien und Brasilien sind die Zeugen dieser weitausgedehnten Vereisung in Gestalt von mächtigen Konglomeraten nachgewiesen, den ehemaligen Grundmoränen, und außerdem hat man an einer Anzahl von Punkten dieser Gebiete, wo diese Grundmoräne auf festem Gestein aufliegt, glatt geschliffene Gesteinsflächen und Gletscherschrammen nachgewiesen, also ganz ähnliche Erscheinungen, wie sie die letzte Eiszeit auf der Nordhemisphäre hinterlassen hat. In jüngerer Zeit hat man eine noch größere Ausdehnung dieser Vereisung nachweisen können, indem nach den Vermutungen von A. G. Nathorst sein Schüler und Nachfolger Halle sie auch auf den Falklandsinseln nachwies. Daß hiermit das gesamte Verbreitungsgebiet bereits umfaßt sein sollte, ist nicht anzunehmen. Man kann im Gegenteil an eine noch größere Ausdehnung denken. Hat doch die Scottsche Südpolarexpedition noch in 85° südlicher Breite in Begleitung von Kohlenflözen zweifellose *Glossopteris*-Flora aufgefunden. Wenn nun auch keineswegs gesagt ist, daß damit zugleich das Hinüberreichen der Vereisung selber in diese Regionen des ehemaligen antarktischen Kontinents bewiesen gesagt ist, so ist es doch sehr wohl möglich, daß bei späteren Expeditionen in dieser Beziehung noch Ergänzungen in dieser Richtung bekannt werden.

Über die Ursachen dieser Vereisung ist man sich ebenso oder vielleicht noch mehr im unklaren als über die Ursachen der letzten, und es ist nicht unsere Sache, uns hier in Spekulationen auf diesem Gebiete einzulassen; für uns hat biologisch die zweifellose Tatsache der Vereisung allein zunächst Interesse; die Ursache derselben steht auf einem andern Blatte.

Wenn man das äußere Verhältnis der *Glossopteris*-Flora zu den Ablagerungen der damaligen Vereisung betrachtet, so kann man leicht zu der Meinung kommen, daß dies nicht nur äußerlich, sondern auch zeitlich ein ziemlich enges gewesen sei. Beispielsweise weiß man aus Südafrika, daß in der Grundmoräne der ehe-

maligen dortigen permokarbonischen Eiskappe, dem Dwyka-Konglomerat, die Wurzeln der unmittelbar darauf sich bemerkbar machenden Pflanzen der *Glossopteris*-Vegetation stecken; die Grundmoräne selbst bildet also das Substrat der ersten Pflanzen, die man nach dieser Vereisung auftreten sieht. Man hat aus diesem Verhältnis ersehen wollen, daß vielleicht wenigstens die älteren Gondwanapflanzen zeitlich etwa gleichzeitig oder noch während des Zurückweichens des Eises dort gegrünt haben. Mancher Forscher ist sogar auf die Idee gekommen, der Flora den Charakter einer Glazialflora zuzuweisen oder wenigstens ein viel kühleres Klima für sie anzunehmen, als für die heimische permokarbonische Flora oder die Steinkohlenflora vermutet wird. Wir werden gleich sehen, wie sich das Verhältnis bei näherer Betrachtung herausstellt. Da man bei gründlicher Überlegung und näherer Betrachtung der großlaubigen farnartigen Gewächse, der Betrachtung der mächtigen Koniferenstämme, die in den meisten Gebieten der Gondwanaflora ähnlich wie bei uns im Rotliegenden häufig und verbreitet gefunden sind, für diese Flora kaum ein von der Vereisung noch stark beeinflußtes Klima, kein Glazialklima annehmen kann, so haben einzelne Forscher versucht, die an der Vorstellung der Gletschernähe der älteren Gondwanaflora festhielten, sich dieses Verhältnis an entsprechenden heutigen Vorkommnissen verständlicher zu machen. In der Jetztzeit gehen die Gletscher jetzt relativ am weitesten in die Höhe des Meeresspiegels hinunter da, wo das Klima durch feuchtigkeitsgesättigte Meereswinde zu einem ausgesprochen ozeanischen gemacht wird. Die von der erwähnten Meeresfläche heraufkommende warme Luft ermöglicht in solchen Gebieten selbst in der Nähe der Gletscherstirn die Existenz von Pflanzen, die z. B. in unserm deutschen Klima bestimmt erfrieren würden. Solche Vorkommnisse gibt es besonders im südlichsten Chile und Feuerland, ferner im südlichen Neuseeland. Am letzteren Punkte gedeiht nicht weit von der Gletscherstirn ein üppiger Wald, in dem sogar Farnbäume noch ihr gutes Fortkommen finden. In Südchile und Feuerland, die durch die enorme Feuchtigkeit des ewig regenschweren Klimas berühmt oder berüchtigt sind, befindet sich ebenfalls an der Küste unterhalb der Eismassen der Gletscher dichter Laubwald.

Es ist die Frage, ob es berechtigt und nötig ist, derartige Analogien bei der Betrachtung der Biologie der Gondwanaflora heranzuziehen. Man muß erstens bedenken, daß an den genannten

Punkten der Jetztzeit die Vegetation einer steilen Meeresküste vorliegt, die ihrerseits als Regenfänger für die vom Meere kommenden Luftströmungen wirkt. Anzeichen größerer Gebirgsbildung hat man aber in den Gondwanagebieten zu diesen Zeiten nicht, und die Vergletscherung scheint bei der Ausdehnung des Gesamtgebiets durchaus flächenförmig gewesen zu sein. Anderseits gibt der Umstand, daß die Grundmoräne, also die direkten Gletscherablagerungen, den Vegetationsboden der darauf folgenden Flora darstellt, keinen Fingerzeig darüber, wie lange etwa das Eis selber sich bereits zurückgezogen hatte, als die Besiedlung mit den Pflanzen vor sich ging. Wir brauchen nur an das Beispiel der letzten Vereisung zu denken, um das Unzulängliche und Trügerische der Annahme zu erkennen, daß etwa die *Glossopteris*-Flora noch den Hauch oder die Nähe der damaligen Vereisung zu kosten bekommen habe. Auf der Grundmoräne der letzten Vereisungen wurzeln ja auch heute bei uns die Pflanzen nicht nur der mitteleuropäischen, sondern selbst der mediterranen Flora. Die Betrachtung der Vegetation der berühmten Moränenzirkusse der oberitalienischen Seen zeigt besonders handgreiflich, zu was für irrtümlichen Schlüssen man gelangen würde, wenn man die heute auf diesem Boden wachsende Flora mit der, geologisch gesprochen, noch nicht lange verschwundenen Vergletscherung dieser Gebiete in Zusammenhang bringen wollte. Es ergibt sich für uns aus dieser Betrachtung, daß aus dem Umstande des Wurzelns der Gondwanapflanzen in der permokarbonischen Grundmoräne für die Vegetationsbedürfnisse dieser Pflanzen überhaupt nichts gefolgert werden kann. Viel wichtiger und allein brauchbar sind die Kriterien, die uns die Flora selbst zur Beurteilung ihrer Lebensbedingungen hergibt.

Fassen wir das Problem von dieser Seite an, so können wir nur sagen, daß nach der ganzen Statur der Pflanzen, wie wir oben schon bemerkten, die Annahme eines Glazialklimas sich von selber erledigt. Rein physiognomisch betrachtet kann man zunächst einen nennenswerten Unterschied etwa zwischen unserer permokarbonischen Flora und der Gondwanaflora nicht finden. Die Pflanzen sind zum Teil große mächtige Bäume, zum Teil krautartig mit großspreitigen Blättern und, wenn man auch die systematische Verwandtschaft mit bestimmten Gruppen unserer Flora vielfach nicht hat herausbringen können — so z. B. nicht bei den Glossopteriden selbst —, so ist dies doch bei anderen recht wohl möglich gewesen, und nach allem, was wir über sie haben in Erfahrung

bringen können, werden sie meist als Verwandte der heimischen Permokarbonfloren angesehen, wenn sie auch besondere Gattungsformen usw. darstellen. Hier wie dort finden wir Angehörige der Schachtelhalmgewächse, der Cordaiten in weiterem Sinne, der Sphenophyllen, Farne verschiedener Art; für *Glossopteris* selbst usw. lautet nach der Ansicht der meisten Forscher die Fragestellung heute nur, ob sie zu den Farnen oder den Pteridospermen gehört haben mag.

Außerordentlich wichtig in dieser Frage ist der bereits vorn erwähnte Umstand, daß an gewissen Stellen, die wir bereits genannt haben, im Gebiet der Gondwanapflanzenflora Angehörige des nördlichen Typus zur selben Zeit wie die ältere (permokarbonische) Gondwanaflora existiert haben, daß anderseits, vielleicht von Ostindien aus die Thetys, das alte Mittelmeer überschreitend und über das Angaraland sich verbreitend, *Glossopteris*-Pflanzen selber bis nach Ostasien und Nordrußland und Nordsibirien vorgedrungen sind, wo sie mehr oder weniger mit unserer heimischen Permflora in Konnex traten. Bei dieser Sachlage ist der Schluß gerechtfertigt, daß die Gondwanaflora selber, und zwar zunächst die ältere, ähnliche Vegetationsbedürfnisse gehabt habe, wie unsere eigene permokarbonische Flora. Weshalb die Verbreitung dieser Pflanzen (siehe das Kärtchen S. 75) bei der verhältnismäßigen Nähe des russischen Gebiets sich nicht auch noch weiter bis in die Gebiete der mitteleuropäischen und nordamerikanischen Permokarbonflora erstreckt hat, läßt sich natürlich weder sagen noch vermuten. Es hat auch keinen Zweck, sich hierüber unnötig den Kopf zu zerbrechen, da man vom Verständnis der Verbreitung vieler Pflanzen in der Jetztzeit selber, selbst wenn es sich um enger umgrenzte Gebiete handelt, noch weit entfernt ist. Man muß sich mit dem gewonnenen Tatsachenbild begnügen und kann das gesamte Problem der Pflanzengeographie am Ausgang des Paläozoikums kurz dahin zusammenfassen, daß man in den Florentypen der europäisch-amerikanischen (arkto-karbonischen) Flora einerseits, der *Glossopteris*-Flora (antarkto-permokarbonischen Flora) anderseits die Repräsentanten zweier selbständiger, zirkumpolar sich verbreitender Florenelemente erkennt, die sich an gewissen Punkten begegnet sind, stellenweise einander teilweise durchdrungen haben, aber letzten Endes doch eine große Selbständigkeit beanspruchen.

Wir hatten aus dem gelegentlichen Zusammenvorkommen beider Florenformen gefolgert, daß die Vegetationsbedingungen

ähnliche gewesen sein müssen. Abgesehen von der Verschiedenheit der Pflanzengattungen, zeigt aber die Gondwanaflora gegen die heimische permokarbonische noch einen recht auffallenden Unterschied. Wie wir in dem Kapitel über die rhythmischen Wachstumserscheinungen der ehemaligen Flora gesehen hatten, entbehren alle Gewächse der damaligen Flora unseres Gebiets im allgemeinen der periodischen Zuwachszonen. Es ist nun äußerst interessant, daß von den zahllosen strukturzeigenden Baumstämmen der Gondwanagebiete eine nicht unbeträchtliche Anzahl deutliche periodische Zuwachszonen zeigt, während der Rest der Stämme ihrer genau so entbehrt wie die damaligen Bäume bei uns. Solche Stämme mit Zuwachszonen sind aus Australien, Südafrika, den Falklandsinseln, Ostindien, auch Uruguay (nach K. Walther) zur Genüge bekannt. Man hat aus ihnen wohl mit Recht gefolgert, daß ein gewisser abkühlender Einfluß des kühlen Klimas der vormaligen Vereisung in diesen Gebieten im Anfang der Besiedlung mit diesen Gewächsen noch seinen Einfluß hat äußern können. Später schwand dieser Einfluß immer mehr, und in vielen Gebieten der Gondwanaländer zeigen dann die Stämme ebenso wenig Jahresringe als bei uns. Eine ähnliche Erscheinung läßt auch die Holzgewächsflora dieser Perioden in Nordrußland und den Angaragebieten erkennen, d. h. denjenigen, wo die Gondwanaflora zugewandert ist und wo sie sich wenigstens teilweise mit Elementen des nördlichen Typus gemischt hat. Solche Stämme mit Jahresringen sind z. B. von Kuznezk am Altai und von der Petschora durch die Veröffentlichungen Zalesskys bekannt.

Man könnte immerhin bei dieser Sachlage daran denken, daß in diesen Gebieten ein etwas kühleres Klima als in den entsprechenden Gebieten bei uns geherrscht habe, das sowohl der heimischen Permokarbonflora oder einem Teil von ihr als auch den Gondwanaelementen die Existenz gestattete. Vereisungsspuren sind ja in diesen Gebieten nicht bekannt. Es wird aber gut sein, wenn man sich vor allzu weitgehenden Vermutungen über diese Gebiete zurückhält. Dies um so mehr, als man noch eine weitere Florengemeinschaft für Gondwanaelemente ins Auge zu fassen hat: nämlich das Vorkommen sehr beträchtlicher Residua im Rhät-Lias von Tonkin. Zeiller hat (Flore fossile gîtes de charbon du Tonkin 1903, S. 81 u. 154 ff.) von dort sehr beträchtliche Mengen von *Glossopteris indica* und *Noeggerathioptis* Hislopi (sowie *Palaeovittaria Kurtzi* Feistm.) angegeben, die ganz zweifellos mit der dortigen eindeutig liasso-rhätischen Flora zusammen vorkommen.

Man darf sie mit Recht als Relikte der Gondwanaflora auffassen; sie machen jedoch keineswegs den Eindruck von Kümmerlingen, sondern müssen dort noch ein recht gutes Fortkommen gehabt haben. Die Vegetationsbedingungen der sonst dort vorkommenden, reichlich kohlenbildenden, echten Rhät-Liasflora werden allgemein wohl als feucht-warm vorgestellt. D. h. wir kommen auch auf diesem Wege zu einer ähnlichen Annahme wie oben auf Grund der Tatsache des Zusammenvorkommens mit permokarbonischen Elementen von arkto-karbonischem Typus.

Nach diesen Darlegungen können wir noch hinzufügen, daß wir uns den Vorstellungen J. Walthers (Allgemeine Paläontologie III, S. 458 u. a. m.) nicht anschließen können, der über *Glossopteris* sagt: „Ihre Lebensweise und Organisation ist als eine Anpassung an die Nähe des Eisbodens aufzufassen, der Mangel eines Stammes und von größeren Blattrippen steht im Einklang mit den ungünstigen Lebensbedingungen ihrer Heimat," daß „deren Bestände in nächster Nähe der Gletscherzungen sogar mächtige Kohlenflöze bildeten." Das ist ganz unannehmbar.

e) Die Vegetationsverhältnisse der Zechstein- und Buntsandsteinflora

Nach dem Rotliegenden werden die Zeugen der ehemaligen Pflanzendecke in unseren Gegenden und in lithologisch ähnlichen Komplexen außerordentlich dürftig und spärlich. Aus der Zechsteinformation kennen wir Pflanzen eigentlich nur aus dem Kupferschiefer, von wo sie durch den jahrhundertelangen Bergbau allerdings schon lange Zeit hindurch bekannt sind. Sie spielen schon in den großen älteren Fossilienwerken des 18. Jahrhunderts eine ständige Rolle. Der Kupferschiefer bezw. diesem äquivalente Horizonte haben gerade neuerdings noch in Gebieten Westdeutschlands und Hollands, nämlich in der Zechsteinüberlagerung des Ruhrkarbons eine ganze Anzahl von gut erhaltenen Tier- und Pflanzenfossilien zutage gefördert, die im großen und ganzen Übereinstimmung mit den bereits bekannten Typen zeigen, aber auch manches Neue bieten. Besonders interessant sind diese Neufunde deshalb, weil die Erhaltungsweise dieser Fossilien noch gestattet, mit Hilfe der Macerationsmethode mikroskopische Präparate davon zu gewinnen, was bisher bei der Zechsteinflora nicht der Fall war und bei der ganzen Erhaltungsweise der Mansfelder und Riechelsdorfer gewöhnlichen Kupferschieferpflanzen auch ausgeschlossen erscheint. Ähn-

liche Funde wie in Deutschland sind in entsprechenden Schichten auch in England, Ungarn und Rußland gemacht worden, wobei allerdings der russische Kupfersandstein, wenigstens zum Teil älteren Horizonten angehört, ferner noch in dem Grödener Sandstein Tirols, in dem Stur außer Ulmannien und anderen der gewöhnlichen Zechsteinflora verwandten Formen irrtümlicherweise auch Walchien angegeben hat.

Bei der Betrachtung der Biologie der Florengemeinschaften des Kupferschiefers werden wir uns wesentlich an die Funde im deutschen Kupferschiefer halten müssen, da sie trotz ihrer geringen Mannigfaltigkeit noch die meisten Funde ergeben haben. Betrachten wir zunächst die Zusammensetzung dieser Pflanzenwelt, so erkennen wir, wie wir schon Kapitel 2 hervorgehoben hatten, daß damals bereits die Gymnospermenklassen des Mittelalters der Erde, die Nadelbäume und Ginkgobäume — von den zykadeenartigen Gewächsen ist aus dieser Flora bisher nichts bekannt geworden, obwohl sie auch bei uns schon im Permokarbon vorkamen — zur Herrschaft gelangt waren, und daß damit die Pflanzenwelt selber physiognomisch den Anstrich der mesozoischen bekommen hatte. Leider sind alle Pflanzenreste des Kupferschiefers einzelne, in den ehemals feinen Schlamm des späteren Kupferschiefers hineingeschwemmte Pflanzenteile. Die häufigsten davon sind die als *Ulmannia* bezeichneten Nadelbäume, von denen man Zweige verschiedener Arten, Zapfen und Holzteile kennt. Als weiterer Nadelholztypus tritt, wenn auch nur lokal und seltener dazu die im Buntsandstein „häufigere“ *Voltzia*. Außer diesen Nadelbäumen stellen die Ginkgobäume in der schon seit langem bekannten *Baiera digitata* eine Art. Die Blätter finden sich jedoch seltener als die Ulmannien. Letztere sind, wie noch bemerkt werden kann, von den Bergleuten früher mit Kornähren verglichen worden und zwar sowohl die schwarzen kohlig erhaltenen Mansfelder Ulmannien, als auch die kurzblätterigen in Kupferglanz versteinerten Ulmannien von Frankenberg in Hessen, die das vollständige Relief der kleinen Zweigstücke des Baumes außerordentlich charakteristisch erhalten zeigen und als Frankenberger Kornähren in jeder größeren Mineraliensammlung vertreten sind. Von der gesamten Farn- und Pteridospermenflora des Rotliegenden ist fast nichts mehr zu spüren, nur eine kleine *Callipteris*-Art und mehrere *Sphenopteris*-Arten gehören noch der Pteridospermengruppe an, haben aber bis auf die kleine *Callipteris* mit den früheren Formen keine rechte Verbindung

(vgl. Gothan und Nagel Jahrb. Pr. G. L. A. 42, I, 1922, S. 440 ff.). Es kann hier noch angeführt werden, daß genauere Besichtigungen der in den Mansfelder und anderen Sammlungen vorhandenen Materialien noch einiges Interessante zutage gefördert hat, u. a. einen Calamiten und einen Asterophylliten, die Verfasser mit Unterstützung des Herrn Rektors Wöhlbier in Eisleben auffand. Als weiterer farnartiger Rest, dessen Zugehörigkeit zu den Pteridospermen wohl auch außer Zweifel stehen dürfte, möge dann noch die auch schon lange bekannte *Taeniopteris Eckardti* erwähnt sein.

Es ist natürlich außerordentlich mißlich, sich über die Biologie einer derartigen zusammengeschwemmten Flora zu äußern. Man kann vielleicht daraus, daß die Güte des Erhaltungszustandes der verschiedenen Pflanzenformen dieser Flora im wesentlichen gleich gut ist, annehmen, daß sie aus ungefähr derselben Entfernung in das Kupferschiefermeer hineingerieten, und kann wohl am ehesten annehmen, daß sie an irgendwelchen küstennahen Plätzen gewachsen sind. Bei der Tatsache der Einschwemmung wird man damit rechnen können, daß nur die Zweige, Blätter usw. der widerstandsfähigeren, robusteren Pflanzen auf diese Weise erhalten wurden, während die zarteren Pflanzen uns keine Reste hinterlassen haben dürften. Man kann die Erhaltungsbedingungen dieser Flora etwa ähnlich, wenn auch vielleicht etwas ungünstiger einschätzen als etwa die der Pflanzen im mährisch-schlesischen und anderen Dachschiefern, die ja auch von kaum weit entfernten Standpunkten in den feinen Schieferschlamm hineingeraten sind. Daß die Ulmannien ziemlich robuste Gewächse mit Blättern von dickledriger Struktur gewesen sind, geht insbesondere aus der Beschaffenheit der günstiger erhaltenen (a. a. O.) erwähnten Formen hervor; aber auch aus der Mansfelder Erhaltungsweise kann man Ähnliches schließen, aus der verhältnismäßig dicken Kohle, die sie hinterlassen haben. Daß auch die farnartigen Formen von ziemlich kräftiger Textur mit mehr oder weniger dickledrigen Blättern gewesen sind, ergibt sich daraus, daß sie bei guter Erhaltung ebenfalls recht merkbare Kohlenreste hinterlassen haben und daß mehrfach von ihnen mit der Macerationsmethode relativ starke Epidermen erhalten werden konnten, von denen probeweise a. a. O. einiges abgebildet ist. Auch für die *Baiera* läßt sich bis zu gewissem Grade dasselbe sagen. Man könnte versucht sein, aus dieser Textur der Pflanzen auf xerophytische Wachstumsbedingungen dieser Flora zu schließen, oder

falls die obige Annahme eines küstennahen Wachstums der betreffenden Pflanzengemeinschaften richtig ist, etwa auf halophytische Wachstumsbedingungen. Die Koniferen dieser Flora dürfen aber jedenfalls nicht in dieser Weise ausgebeutet werden, da es ja bekannt ist, daß die Koniferen trotz ihrer xerophytischen Blattstruktur zum großen Teil oft eine erhebliche Luftfeuchtigkeit zu ihrer Existenz verlangen. Eher könnte man schon aus der Textur der farnartigen Blätter etwas schließen wollen. Soviel man von ihnen an vollständigeren Funden gesehen hat, scheinen es im ganzen kleine Pflanzen mit kleinen, ziemlich schmalen und dicken Blättern, die offenbar ziemlich starr an einem dicken, meist einmal gegabelten Stengel saßen. Bei der relativen Häufigkeit dieser gabligen Stengel unter dieser Art von Zechsteinpflanzen macht es den Eindruck, als ob diese ganzen Pflanzen nicht viel größer gewesen wären, und also als verhältnismäßig kleine struppige und hartblätterige Pflanzen der Unterflora vorzustellen wären. Es ist also nicht unmöglich, daß die Textur dieser Mitglieder der Kupferschieferflora auf xerophytische oder halophytische Verhältnisse ausgedeutet werden kann. Von der *Taeniopteris* läßt sich sagen, daß sie wohl auch ein ziemlich derbes Blatt besessen haben wird, das, wie ein neuerdings von mir bemerkter Fund in einer Mansfelder Sammlung zeigt, zu fünf und mehr Blättern schopfförmig zusammengesessen hat. Im allgemeinen geht da die Neigung bei den Geologen dahin, sich das Klima unserer Gegenden zur Zechsteinzeit als ein trockenes oder ständig trockener werdendes vorzustellen, wozu die im oberen Zechstein auftretenden ungeheuren Salzlager, die Ablagerungen ausgetrockneter Meere nötigen. Ob es nötig ist, den Beginn dieser Trockenperiode schon im älteren Zechstein, also zur Kupferschieferzeit zu suchen, soll dahingestellt bleiben. Immerhin müssen sich wenigstens bei uns die Vegetationsbedingungen gegenüber dem Rotliegenden ganz bedeutend verändert haben, da wir eine trotz der Dürftigkeit der Artenzahl unverkennbar eine ein neues Gesicht zeigende Flora vor uns haben. Der Annahme eines Trockenklimas bereits für die Kupferschieferflora steht auch der Umstand entgegen, daß sich im Grödener Sandstein (Tirol) und bei Fünfkirchen eine nahe verwandte und jedenfalls physiognomisch ähnliche Flora gefunden hat, und hier ist eine Ablagerung von Salzen nicht zu bemerken, die auf ein austrocknendes „Wüstenklima" deutet. Zu berücksichtigen ist noch, daß eine eventuell vorhandene zartere Pflanzenwelt von damals uns ja nicht überliefert worden ist.

Noch weitaus dürftiger ist die Kunde von dem Pflanzenkleide unserer Gegenden aus der nun folgenden Zeit des Zechsteins mit reinen marinen Ablagerungen, den Zechsteinkalken, Zechsteindolomit und den Salzlagern und den sie begleitenden Anhydrit- und Gipsschichten. Nur ganz ausnahmsweise dokumentiert sich die Anwesenheit einer Landpflanzenwelt durch das Vorhandensein eines kohligen Baumstammes im Steinsalz, offenbar von irgend einer Konifere herstammend; ganz neuerdings haben die von Lück[1]) (s. S. 28) aufgefundenen Koniferenpollen im Steinsalz Interesse erregt, die ich leider in dem Lehrbuch der Paläobotanik verabsäumt habe zu erwähnen. Sie sind interessant besonders deswegen, weil es sich um Pollen mit zwei Luftsäcken handelt, wie sie heute von unserer Kiefer usw. bekannt sind. Sie zeigen, daß schon damals dieser Pollentypus bei den Koniferen ausgebildet war und daß somit auch der von Seward beschriebene *Pityosporites antarcticus* nicht die älteste Art dieser alten Pollenform ist. Mit diesen verschwemmten, dürftigen Zeugen ist natürlich, was die Biologie der damaligen Gewächse anbelangt, nichts anzufangen. In anderen Gegenden der Erde, in den Gondwanagebieten, waren aber die Verhältnisse in der nachpermokarbonischen Zeit bedeutend günstiger als bei uns, indem sich hier eine zahlreichere Pflanzenwelt, ziemlich gut und in zahlreichen Arten erhalten, vom Permokarbon durch die ganze Trias hindurch bis zum Beginn der Jurazeit verfolgen läßt. Auf diese Pflanzenwelt ist bereits in dem vorigen Kapitel hingewiesen worden, und wir werden stellenweise auch noch im folgenden auf sie zurückgreifen müssen.

Etwas reichlicher, wenn auch im ganzen trotzdem außerordentlich dürftig, ist, was uns die bekannten Funde von der Pflanzenwelt unseres Buntsandsteins verraten. Wir haben im Buntsandstein eigentlich nur in zwei Horizonten Pflanzenfunde zu verzeichnen: im mittleren oder Hauptbuntsandstein eigentlich nur die eine Pflanze, die früher fälschlich für eine Sigillarie angesehen wurde, später unter dem Namen *Pleuromeia Sternbergi* Münster bekannt geworden ist[2]). Noch neuerdings ist sie insbesondere in den Veröffentlichungen von J. Walther einem besonderen Interesse

[1]) Lück, H., Beitrag zur Kenntnis des älteren Salzgebirges im Berlepsch-Bergwerk bei Staßfurt nebst Bemerkungen über die Pollenführung des Salztons. Inaug. Diss. Leipzig, 1913, S. 28 ff.

[2]) Neuerdings ist eine Art von *Pleuromeia* von Krystofowitsch (Amer. Journ. Sci. V, 1923, S. 239) in Ostsibirien gefunden worden.

begegnet. Es ist in der Tat ein höchst eigenartiges, sonderbares Gewächs, von dem uns leider keine strukturbietenden Exemplare bekannt geworden sind, so daß man allein mit Hilfe der im Sandstein erhaltenen Pflanzenreste sich behelfen muß. Mit ihrem einfachen, unverzweigten, kerzengeraden, bis armdicken Stamm, an dem man noch niemals, auch nicht an jungen Exemplaren Blätter beobachtet hat, macht sie einen höchst steifen, langweiligen Eindruck, und Walther hat sie im Hinblick auf seine Anschauung, daß der Buntsandstein im wesentlichen eine Wüstenablagerung sei, sich als eine kakteenartige, fleischige Wüstenpflanze vorgestellt (s. auch S. 41). Neuerdings hat er auch eine Rekonstruktion von ihr veröffentlicht, die man allerdings als durchaus unrichtig bezeichnen muß. Wie die Abb. 10 zeigt, sieht man auf der Außenseite des Stammes eine Anzahl Blattnarben, deren oberflächliche Ähnlichkeit und Verteilung zur Anschauung der Verwandtschaft mit Sigillarien Veranlassung gegeben hat, die sogar soweit übertrieben worden ist, daß man *Pleuromeia* als den letzten Nachläufer dieser Familie angesehen hat[1]). Ich habe bereits früher darauf hingewiesen, daß in dieser Form die Anschauung unrichtig ist, daß vielmehr offenbar *Pleuromeia* als ein selbständiges Glied der Lycopodiales überhaupt anzusehen ist. Walther hat diese Pflanze in Form einer unten geschwollenen Flasche („Chianti-Flasche") dargestellt mit daran sitzenden Blattbasen, oben mit ansitzenden Blättern und darüber den zapfenförmigen Blütenstand. Sowohl die Anschwellung der Pflanze an der Basis wenigstens in der Waltherschen Form als auch die Blattstümpfe und die Beblätterung sind unrichtig. Noch niemals hat jemand in Gesellschaft dieser in dem Buntsandstein von Bernburg a. d. Saale auch autochthon vorkommenden Pflanze Blätter liegend bemerkt. Wenn die Pflanzen also überhaupt Blätter getragen haben, so dürften sie nur kurze Zeit daran gesessen haben und bald abgefallen sein. Wie er zu den Blattstümpfen kommt, dürfte noch schwerer begreiflich sein. Die richtige Darstellung der Pflanze, die nach den vorliegenden Funden wenigstens habituell — und darum handelt es sich hier allein — ganz gut möglich ist, zeigt Abb. 10. Es ist wohl möglich, daß die Pflanze einen fleischigen Stengel besessen hat. Man hat die

[1]) Walther schreibt sogar, z. B. Allgemeine Paläontologie I, S. 111: „Die Sigillarien retten sich bis in die Buntsandsteinwüste, wo sie mit *Pleuromeia* untergehen." Man kann kaum annehmen, daß die Sigillarien ein so ungeeignetes Refugium aufgesucht haben.

auf manchen Steinkernen bemerkbaren Blattspuren bis ins Innere des Stammes verfolgen können, wo sie also wohl von einem zentral gelegenen Leitbündel ihren Ausgang genommen haben. Es macht nicht den Eindruck, als ob ein Holzkörper mit nennenswertem Dickenwachstum vorhanden gewesen wäre, sondern es scheint eher, als ob eine dicke vielleicht fleischige Rinde anzunehmen sei. An und für sich stände der Deutung auch der richtig rekonstruierten *Pleuromeia* als Wüstenpflanze demgemäß nicht viel im Wege; jedoch ist noch das Verhalten des Wurzelsystems zu beachten. Wie gesagt, kennen wir die Pflanze zum Teil in aufrechten, autochthonen Exemplaren, die demgemäß auch noch autochthone Bewurzelung zeigen; diese Wurzeln sind verhältnismäßig kurz. Hat es sich bei *Pleuromeia* um eine im trockenen Wüstensand wachsende Pflanze gehandelt, so muß es ein einjähriges, mit kurzer Vegetationsperiode sich begnügendes Gewächs gewesen sein, da ausdauernde Wüstengewächse bekanntermaßen ihre Wurzeln außerordentlich tief in den Boden senden, wofern sie nicht etwa besonders geschützte Speicherorgane (Knollen usw.) zum Überdauern der Trockenperiode benützen. Man wird kaum bei der Form des Rhizoms der Pflanze dieses als ausdauerndes Organ ansprechen wollen. Ist aber *Pleuromeia* trotzdem eine ausdauernde Pflanze gewesen, so kann die Bodenfeuchtigkeit nicht besonders tief im Boden gelegen haben, da die Wurzeln so kurz sind. Es würde ihrem im übrigen durchaus xerophytischen Charakter daher ebenfalls entsprechen, sie sich als Halophytenpflanze an oder in der Nähe von Salzseen vorzustellen, womit allerdings ihr Charakter als Wüstenpflanze, wenn auch nicht in der Form, wie es Walther wollte, gewahrt wird. Wir können nach dieser Überlegung für *Pleuromeia* zwei Möglichkeiten ins Auge fassen, nämlich einerseits die Annahme, daß es sich um eine einjährige echte Wüstensandpflanze handelt, oder diejenige, daß es sich um eine Salzpflanze handelt, der Feuchtigkeit im Boden leichter zur Verfügung stand und die ihrerseits ausdauernd oder auch einjährig gewesen sein mag.

Von ganz anderer Faktur ist die Flora des oberen Buntsandsteins, die besonders in Süddeutschland zahlreicher gefunden worden ist und neuerdings durch Stark und Frentzen wieder neue Bereicherungen erfahren hat. Sie setzt sich aus Farnen (*Pecopteris* und *Neuropteridium*; nach Frentzen kommen neben anderen Farnstämmen auch noch psaronienähnliche vor), Schachtelhalmgewächsen (*Schizoneura*), Nadelbäumen (*Voltzia*) und einigen

anderen zusammen. Es ist eine Flora, der man wenig von dem Gepräge einer Wüstenflora anmerkt, die vielmehr, wo nicht einer größeren Luftfeuchtigkeit, so doch jedenfalls einer ständigen Bodenfeuchtigkeit nahe der Oberfläche nicht hat entbehren können. Auffällig erscheint auch ihre geographische Lokalisierung. Ist der obere Buntsandstein ebenfalls wirklich als Wüstenbildung zu verstehen, so müssen diese Pflanzengemeinschaften Oasenfloren darstellen, was sich mit ihrer geringen lokalen Verbreitung nicht schlecht vertragen würde. Es ist bei der ganzen Sachlage jedenfalls unmöglich, aus dieser oberen Buntsandsteinflora für das Klima und die Vegetationsverhältnisse des Gesamtgebiets dieser Ablagerungen etwas zu folgern, da sie ja nur auf einem beschränkten Gebiet gefunden worden ist. Nur für dieses erlaubt sie positive Aussagen, die eben dahingehen, daß in diesen Gebieten von einer Wüstenflora nicht die Rede gewesen sein kann. Wie die Pflanzenwelt der übrigen Gebiete Deutschlands und Mitteleuropas zu dieser Zeit ausgesehen hat, ist eben nicht bekannt, und das Dunkel der alttriadischen Pflanzenwelt bei uns wird durch die kümmerlichen Funde im Muschelkalk nicht erhellt. Daß es in den Gondwanagebieten anders war, sei hier noch einmal betont.

f) Die Vegetationsverhältnisse der Keuper- und Juraflora.

Über diese Fragen können wir uns hier sehr kurz fassen, da sie in den voraufgehenden Kapiteln 3—5 schon verschiedentlich berührt wurden. Es war dort darauf hingewiesen worden, daß der xerophytische Charakter vieler Juragewächse oder allgemein der eigentlich mesozoischen Flora meist nur als scheinbar zu bewerten ist. Die dicklederigen Blätter vieler der in Betracht kommenden Pflanzen, wie von Koniferen, Cykadophyten, Gymnospermen wie *Thinnfeldia, Cycadopteris*, auch von *Sciadopitytes* und *Pseudocycas* brauchen nicht als auf xerophytische Wachstumsbedingungen deutend aufgefaßt zu werden; ein Hauptgrund hierfür war das Zusammenvorkommen mit zarteren Pflanzen, besonders Farnen, unter denen die *Cladophlebis-(Todites)*-Arten, die „Dipteridinen", die Matoniaceen und Marattiaceen stark hervorragen. Wir wissen ferner, daß dort, wo die sonstigen Bedingungen dafür gegeben waren, diese Flora reiche Kohlenlager hinterlassen hat, d. h. beträchtliche Moorbildungen, deren Entstehung unter einem feucht-warmen Klima — unter Berücksichtigung der Eigenschaften der Florenkomponenten

— anzunehmen ist; dies ist ja bekanntlich der Fall in besonders großem Maßstabe in Ostasien und in Asien überhaupt. Wir hatten ebenfalls früher auseinandergesetzt, daß die Fragen der Existenzbedingungen der Juraflora zum großen Teil diejenigen der Keuperflora sowie der untersten Kreideflora einschließen, soweit dieselben physiognomisch ein ähnliches Bild zeigen wie die gewöhnlichen Jurafloren. Eine Ausnahmestellung wird von Wieland für die

Abb. 25. Rekonstruktion von *Matonidium Goepperti* aus dem Weald-Neokom. Die Rekonstruktionen dieser Pflanze werden meist in der Form gegeben, daß Wedel und Stiel in einer Ebene ausgebreitet liegen. Die fossilen Vorkommnisse zusammen mit der Vegetationsform der lebenden *Matonia pectinata* beweisen aber, daß die obige Rekonstruktion richtig ist, mit schirmförmig ausgebreitetem Wedel; ca. $^1/_4$ nat. Gr. Zu S. 41 u. S. 167. Vgl. auch Abb. 26 von *Clathropteris*.

Cycadeoïdeen wenigstens der Unterkreide zahlreicher nordamerikanischer Fundpunkte in Anspruch genommen, die als einem Wüstenklima mit vielleicht kälteren, ausdörrenden Winden angepaßt ge-

deutet werden. Das Für und Wider dieser Anschauung hatten wir S. 41 besprochen. Eine weitere Sonderstellung haben wir selber der Pflanzenwelt eingeräumt, die am besten und in autochthoner Form in den feinkörnigen, leichtzerfallenden Neokomsand-

Abb. 26. Rekonstruktion von *Clathropteris platyphylla* aus dem Rhät-Lias. Es gilt für diese Abbildung das Gleiche wie für Abb. 25.

steinen des östlichen Harzvorlandes vorkommt, den Hausmannien, Weichselien und Matonidien dieser Fundpunkte, die in erster Linie aus Gründen des geologischen Vorkommens mit Wahrscheinlichkeit als halophile Dünenflora gedeutet wurden (S. 41, s. Abb. 25).

Der namentlich für die eigentliche Juraflora besonders auffallenden Tatsache der weltweiten Verbreitung auf der Erde unter den verschiedensten Breitengraden hatten wir S. 64 Erwähnung angetan und dieses für uns kaum vorstellbare Verhältnis in Kap. 5 näher berührt. Die Verbreitung dieser Vegetation macht besondere Schwierigkeiten für die Anhänger der Polverschiebungshypothesen, denen gegenüber wir uns, wie früher auseinandergesetzt, ablehnend verhalten mußten.

Hier soll nun noch auf ein Problem hingewiesen werden, das die Keuperflora unserer engeren Heimat betrifft. Die meisten Pflanzen der eigentlichen Keuperflora, sowohl der älteren Lettenkohlenflora, die besonders durch Compters Studien in Thüringen genauer bekannt geworden ist (vergl. sein letztes Buch: aus der Vorzeit der Gegend von Apolda, 1922), als auch der Schilfsandsteinflora, stammen aus sandsteinigen Ablagerungen. Besonders die Funde aus dem schwäbischen Schilfsandstein sind ja in allen größeren Sammlungen verbreitet. Die wichtigsten Studien, die über sie seit langem erschienen sind, sind die von Frentzen (Zentralbl. f. Mineral. 1922, S. 23ff.; Keuperflora Badens, Naturw. Verein Karlsruhe 1922, S. 1ff.). Man hatte früher leicht die Idee, sich besonders die Schilfsandsteinflora als eine in den Vegetationsbedingungen von der reicheren Lunz-Baseler Keuperflora[1]) sehr abweichende vorzustellen, wobei das vorherrschende Sandstein-Milieu wohl gar die Idee einer Binnendünenflora, jedenfalls einer Vegetation aufkommen ließ, die an mehr xerophile Verhältnisse denken ließ. Es hing ein solcher Gedankengang wohl auch damit zusammen, daß einige von früheren Autoren schon bekannt gemachte Elemente etwas in Vergessenheit geraten waren, wozu ich die *Clathropteris-* und *Dictyophyllum*-Formen der Schilfsandsteinflora rechne. Es ist das Verdienst von Frentzen, die Gesamtheit der süddeutschen Lettenkohlen- und Schilfsandsteinflora wieder ans Tageslicht gezogen und gezeigt zu haben, daß die Beziehungen zur Lunz-Baseler Keuperflora engere sind als man gemeinhin annahm. Außer den genannten Formen des süddeutschen Keupers, die an Zahl gegen die üblichen Exemplare von Equisetiten, *Pterophyllum Jaegeri*, *Cladophlebis remota* zurücktreten, ist noch besonders frappant die neue *Bernouillia franconica* Frentzen, deren Beschreibung noch

[1]) Diese wurde mit Vorliebe mit dem unteren Keuper (Lettenkohle) verglichen. Frentzen parallelisiert sie auf Grund genauerer paläobotanischer Erwägungen mit der jüngeren Schilfsandsteinflora; Andeutungen in dieser Richtung habe ich auch gegeben.

aussteht. Frentzen konnte daher (a. a. O. S. 28) mit Recht sagen: „Die Vegetationsbedingungen für die Pflanzen dürften zwar bei Lunz und Neuewelt (Basel) einerseits, in Baden, Schwaben und Franken andererseits ziemlich gleichartig gewesen sein, aber bei allgemein gleichbleibendem Charakter haben sich doch gewisse Unterschiede in der Zusammensetzung der Einzelfloren je nach den Boden- und Standortsbedingungen herausgebildet, die weiter durch die räumliche Trennung der Vegetationsgebiete verschärft wurden." Wir können anders ausgedrückt vielleicht klarer sagen: Die Vegetationsbedingungen der Schilfsandsteinflora (und Lettenkohlenflora) Süddeutschlands und der Lunz-Baseler Keuperflora waren ähnlich, weil die Floren und ihre Bestandteile so ähnlich sind. Die Erhaltungsbedingungen waren in dem süddeutschen Keuper ungünstiger (Sandstein), und außerdem war offenbar die Zahl der zusagenden Standorte hier gering. Daher trägt die süddeutsche Keuperflora im ganzen das Gesicht einer verarmten Lunz-Baseler Keuperflora.

g) Vegetationsverhältnisse der Braunkohlen bildenden Flora, besonders Deutschlands[1])

Besonders durch die Schriften H. Potoniés (z. B. Entstehung der Kohle 5. Aufl., S. 118 u. a. O.) ist die Vorstellung der Braunkohlenvegetation in der Form der *Taxodium*-swamps (*cypress*-swamps, Zypressensümpfe) der atlantischen Küste Nord-Amerikas eine Art Gemeingut der interessierten Wissenschaft geworden und in alle möglichen Lehrbücher, sogar in Schulbücher übergegangen. Im Lauf der Jahre und besonders in neuerer Zelt sind indes berechtigte Zweifel an der Richtigkeit dieser Annahme aufgetaucht, die sich jetzt soweit verdichtet haben, daß man von der alten Anschauung wird mehr und mehr abkommen müssen.

Daß die Kohlenflöze, also auch die jüngeren Kohlenflöze der Braunkohlen- und Tertiärformation auf Moorgeländen in Form von ehemaligen Torflagern sich gebildet haben, ist heute von den meisten kompetenten Untersuchern zugegeben bis auf einige, denen meist aus irgendwelchen vorgefaßten Gründen diese „Torfhypothese" nicht paßt. In Deutschland sind ja Braunkohlen außerordentlich verbreitet, und zwar zeigen sie speziell in Mitteldeutschland aus verschiedenen Gründen noch einen ziemlich jugendlichen, wenn man

[1]) Ergänzter Abdruck der Mitteilung in den Ber. Deutsche Bot. Ges. 1924, S. 76 ff.

so sagen darf, halb torfigen Charakter. Die relativ geringe Veränderung des Urmaterials tritt bei diesen Braunkohlen besonders dadurch hervor, daß in dieser Kohle selbst, die noch keine Spur des bei den „älteren" Kohlen gewohnten glänzenden Bruches angenommen hat, eine große Anzahl oft noch in aufrechter Stellung befindlicher Baumstämme (Lignite) sich finden, von einer außerordentlich guten Beschaffenheit (Niederlausitz, Ville, Schlesien). Diese Baumstämme, neben den auch in der Kohle öfter Koniferenzapfen sowie Blätter von Nadelbäumen, Samen verschiedener Gewächse usw. vorkommen, sind bei den genannten Kohlenvorkommen so vorzüglich erhalten, daß die mikroskopische Struktur bis ins einzelne bewahrt ist, so daß ihre Zugehörigkeit zu gewissen Pflanzen auf Grund dieser Struktur oft eindeutig bestimmt werden kann. Sehr bekannt, da in alle Lehr- und Schulbücher übergegangen, sind die Abbildungen aus den Braunkohlenflözen der Niederlausitz mit ihren noch aufrechtstehenden Stammstümpfen. Sie haben in der Geschichte der Erforschung der Braunkohlenbildung eine große Rolle gespielt. An äußerlich kenntlichem Pflanzenmaterial sind in der Kohle im allgemeinen nur die genannten Stammstümpfe auffällig, neben andern oben genannten Objekten. Auf Grund unzureichender Kenntnisse der mikroskopischen Struktur der lebenden Koniferenhölzer war man bereits vor Potonié zu der Meinung gelangt, daß die fraglichen Stämme sämtlich dem Holz jener vorn erwähnten nordamerikanischen Sumpfzypressen *(Taxodium distichum)* entsprächen. Da viele, besonders jüngere tertiäre Arten wie *Taxodium, Sequoia* nach der allgemeinen Annahme der Forschung heute noch in fast unveränderter Form und als ganz dieselben Arten fortexistieren, so lag die Annahme auf der Hand, die die Braunkohle bildende Vegetation der damaligen (Miozän-) Zeit in diesen Gebieten mit den „cypress-swamps" (Zypressensümpfen) zu vergleichen. Diesen Vorstellungen folgend, hatte auch Potonié seine Rekonstruktionen der tertiären Braunkohlenvegetation angefaßt, und auch Verfasser war in derartigen bildlichen Darstellungen dieser Vorstellung gefolgt. Nun ergaben sich aber bei genauerer Betrachtung schon früher für diese Auffassung Schwierigkeiten. Sehr charakteristisch sind für die heutigen Sumpfzypressen die sogenannten „Kniee" (Atemwurzeln, Pneumatophoren): dicke, holzige, bis über einen Meter hohe, meist spitze, pfahlartig emporragende Auswüchse, die von den Wurzeln nach oben getrieben werden, wenn die Bäume mit ihren Wurzeln unter den Wasserspiegel ge-

raten, oder überhaupt durch das Grundwasser ein entsprechender Anreiz da ist. In den heutigen Zypressensümpfen Nord-Amerikas tritt meist ein jährliches Steigen und Fallen des Wasserspiegels ein, so daß die Bildung solcher „Kniee" sehr begünstigt ist. Niemals hat man aber außer einigen spärlichen, knolligen Auswüchsen, die vielleicht als gelegentliche schwache Ansätze in dieser Richtung bewertet werden können, trotz alles aufmerksamen Suchens derartige Kniee in den Braunkohlenflözen bemerkt. Da bei den noch aufrecht dastehenden Stämmen gerade die Wurzeln erhalten sind, so hätten an diesen ja noch an Ort und Stelle befindlichen Stämmen derartige Atemwurzeln unbedingt sehr häufig erhalten sein müssen; sie müßten im Flöz wie die Stämme in aufrechter Lage erhalten sein. Man hat sich über diese Schwierigkeiten offenbar zu leicht hinweggesetzt.

In ein neues Stadium trat die Frage, als die anatomische Struktur der lebenden und früheren Koniferen durch die Studien des Verfassers und anderer genauer bekannt wurde, als dies vordem der Fall war. Hierbei zeigte sich einerseits, daß die Vergleichsmomente der früheren Autoren für die Bestimmung unserer Braunkohlenstämme durchaus nicht ausgereicht haben. Ich konnte auf Grund dieser Untersuchungen bereits im Jahre 1906 feststellen, daß außer dem viel berufenen *Taxodium* in der Braunkohle, und zwar in beträchtlicher Anzahl eine *Sequoia*-Art vorhanden war, die nach dem Holz und auch nach den Zweigen und Zapfen, die sich in den Hangendtonen häufig finden, der heutigen *Sequoia sempervirens* der Gebirgstäler der kalifornischen Küste entspricht (*Sequoia Langsdorffi* Heer). Dieses seitdem auch an anderen Braunkohlenvorkommen bestätigte Verhältnis ließ es außerordentlich schwierig erscheinen, allgemein an eine Form dieser Braunkohlenvegetation nach Art der Überschwemmungssümpfe Floridas usw. zu glauben, und diese Vorstellung wurde noch fraglicher, als die auf Anregung des Verfassers auf den Gruben der Ilse Bergbau A. G. von Herrn Obering. Teumer vorgenommenen Aufsammlungen, die genau nach den einzelnen Horizonten im Flöze erfolgten und deren Bestimmung von Kräusel und später noch einmal von Teumer ausgeführt wurden, das erwartete Resultat ergaben, daß die fraglichen Koniferen in Mischbeständen in den Waldhorizonten der Flöze vorhanden waren. Für die *Sequoia* ergibt sich, daß ein Vorkommen nach Art der Zypressensümpfe für sie ausgeschlossen ist; es entstand die große Schwierigkeit, wie man sich diese beiden

Bäume als Glieder einer und derselben Pflanzenformation zusammenreimen sollte. Ihre heutige örtliche Trennung würde kein Hindernis bedeuten, da bekanntermaßen diese wie andere heutige Koniferen nur noch als Überreste einer ehemaligen viel weiteren Verbreitung auf bestimmte Gebiete eingeengt wurden („lebende Fossilien" Darwins).

Wir müssen uns mit der Auffassung befreunden, daß die Oberfläche der Braunkohlenmoore des fraglichen Typus trockener gewesen ist, als man bisher annahm, keine Sumpfnatur besessen hat, d. h. daß im allgemeinen die Humusbildung über dem Grundwasserspiegel stattgehabt haben wird. Mit dieser Auffassung sind nun verschiedene andere Erscheinungen ebenfalls besser vereinbar, auf die man bisher wohl zu wenig achtgegeben hatte. Bei zutage tretendem Grundwasserspiegel müßte man erwarten, daß in der Kohle sich findende erkennbare Pflanzenreste vorwiegend oder ausschließlich von Wasser- und Sumpfpflanzen abstammten. Das ist aber nicht der Fall. Im Niederlausitzer Bezirk hat man in der Kohle öfter Samen von *Castanopsis Schmidtiana* (früher als Haselnuß, *Corylus avellana* bestimmt) gefunden, ferner Zweige von *Sequoia*, *Pinus*-Nadeln, *Elaeocarpus*-Samen und einiges andere. Die in der Gegend gefundenen Samen der Wassernuß (*Trapa*) und *Nyssa*-Bäume, echter Sumpf- und Wassergewächse, finden sich dagegen nicht in der Kohle, sondern nur in den Hangendtonen, zusammen mit anderen durch Wasser aus der Nähe zusammengeschwemmten Pflanzen. Man muß zwar annehmen, daß viele der Pflanzen, die sich in den Tonen erhalten finden, auch bei der Bildung der Braunkohle selbst beteiligt waren, und man weiß dies ja auch für viele derselben; man darf indes diesen Befund nicht verallgemeinern, und da ist es eben außerordentlich auffällig, daß zwei so leicht kenntliche Samenarten wie *Nyssa* und *Trapa* sich dort noch nie in der Kohle gefunden haben, im Hangenden aber häufig sind.

Man hat ferner zu sehr schematisch das Profil der heimischen Moore auf die Braunkohlenflöze übertragen und mit Gewalt dieses in ihnen wiederzufinden versucht. So hat Etzold (1912) in der sächsischen älteren Braunkohle, die von dem oben erwähnten Typus übrigens abweicht, das Normalprofil: Hochmoor über Flachmoor über Faulschlammbildungen wiederzufinden geglaubt. Es hat sich aber leicht beweisen lassen, daß diese Deutung unrichtig war, und daß insbesondere die Liegendbank des Flözes keine Faulschlamm-Lebertorfbildung darstellt, sondern nur eine kompaktere Humuskohle.

Man darf indes auch hier nicht verallgemeinern. Es gibt sehr wohl Braunkohle mit Faulschlammbildungen im Liegenden und auch solche mit Wasserpflanzenresten darin. Dies ist schon seit langem bekannt; aber diese Braunkohlen, die z. B. im Vogelsberg usw. sich finden, stellen eben einen anderen Typus dar als die hier in Rede stehenden, die die Hauptmasse der mitteldeutschen Braunkohlen stellen. In welchem näheren Verhältnis die erwähnte ältere (sächsisch-thüringische) mitteldeutsche Braunkohle zu dem Niederlausitzer Typus steht, soll hier nicht erörtert werden, da Arbeiten hierüber noch im Gange sind.

Man hat, wie auch H. Potonié, oft zum Vergleich mit den Stubbenhorizonten der Braunkohle vom Lausitzer Typus auf die Stubbenhorizonte in unseren Mooren hingewiesen. Aber hier ist die Gesamtentwickelung eine ganz andere. Über einem an der Basis vorhandenen Waldhorizont, meist Erle (*Alnus*) folgen Birken (*Betula*) und schließlich Kiefernschichten. Hierbei bilden die genannten Bäume nur das herrschende Element, und besonders in den ersten Stadien sind andere Bäume beigemischt, abgesehen von der sonstigen Begleitflora. Zuletzt legt sich auf das ganze Moor die Hochmoordecke, charakterisiert durch die Torfmoose (Sphagnen), die zuletzt bei günstigen klimatischen Umständen die ganze Baumvegetation zum Ersticken und Verschwinden bringen und entweder keinen oder nur noch krüppelhaften Exemplaren der Kiefer (*Pinus silvestris*) ein Fortvegetieren gestatten. Ganz anders sieht das Braunkohlenprofil aus. Nehmen wir das von Teumer genauest untersuchte Profil eines Flözes der Grube Ilse, so sehen wir mitten im „Humus“ im „Torf“ wieder aufs neue in bald größeren, bald kleineren Abständen neue Waldhorizonte den unteren folgen, durch im allgemeinen stubbenfreie Stücke getrennt. Also im Humus der älteren Vegetation siedelt sich aufs neue dieselbe Pflanzengemeinschaft an, die im nächstunteren und nächstoberen Stubbenhorizont vorhanden ist. Man kennt zwar von dieser Pflanzengemeinschaft meist nur die beiden herrschenden Koniferen, neben denen aber, wie gefundene Samen usw. beweisen, ganz sicher auch zahlreiche Laubbäume vorhanden waren, die aus gewissen Gründen nur leichter zersetzt werden und sich daher nicht erhalten haben; aber nach den Erfahrungen der Pflanzenökologie muß man im allgemeinen eine ähnliche Begleitflora in den mit den gleichen Leitbäumen versehenen Waldhorizonten annehmen. Diese Folge von Waldvegetationen übereinander in den Humusmassen ist nur denkbar,

wenn sich der Grundwasserspiegel entsprechend erhöhte, so daß den Bäumen genügend und entsprechende Nahrung zur Verfügung stand. Und dieses „Steigen" des Grundwasserspiegels hängt nach der Annahme der meisten Forscher damit zusammen, daß die Flözbildung in Senkungsgebieten stattfand, die die fertig gebildeten Humusmassen in tiefere Niveaus geraten ließ und damit ihre Erhaltung ermöglichte. Auch Anhänger der eigentlichen „Sumpftorfhypothese" für die Braunkohlenmoore brauchen zur Erklärung der sich darbietenden Erscheinungen die Theorie der Bodensenkung[1]). Ja ohne diese ist überhaupt die Entstehung so mächtiger Flöze, wie wir sie kennen, undenkbar, da sie weit über die größte Mächtigkeit der bekannten Torflager hinausgehen.

Man darf sich nun offenbar die Oberfläche der Braunkohlenmoore nicht zu trocken vorstellen. Das Grundwasser kann nicht weit unter Tage gelegen haben, und sicher sind da und dort auch Austritte desselben, also Wasserstellen vorhanden gewesen. Der Mangel der Kniebildung bei den Sumpfzypressen hat mich daher auf den Gedanken gebracht, daß hier vielleicht gar nicht das *Taxodium distichum* vorliegen mag, sondern das *T. mexicanum (mucronatum)*, das man 1. als Vegetationsgenossen der *Sequoia* sich viel eher vorstellen kann als *T. dist.* und das 2., soviel bekannt, keine Knie bildet. Im fossilen Zustande sind die beiden Taxodien weder im Holz noch in den Blättern zu unterscheiden, wie mir auch von anderer kompetenter Seite versichert wurde, und wie man auch beim Betrachten der Herbarexemplare selber sieht. Die Nadeln von *T. mexicanum* sind zum Teil robuster, fester gebaut und stärker kutikularisiert, wie mir Florin mitteilte. Dieser hat auch Material aus alten aufgelassenen Gruben von Freienwalde a. O. untersucht, und die diese Braunkohle erfüllenden Zweige sind nach seiner Meinung viel eher mit dem mexikanischen als mit dem Sumpftaxodium zu vergleichen.

Alles in allem muß man sagen, daß genauere Untersuchungen wieder einmal eine Ansicht, die man für durchaus gesichert hielt, und die demgemäß schon eine Art Gemeingut der interessierten Wissenschaftler geworden war, umgestoßen haben. Die Genesis der Braunkohle birgt noch viele Probleme, bei der die Botanik zur Lösung wesentlich mithelfen muß.

[1]) Weißermel (Zeitschr. Deutsche geol. Ges. 75, 1923, S. 14 ff.) glaubt allerdings ohne solche auskommen zu können und die Mooranhöhung mit erhöhten Niederschlägen in Verbindung bringen zu können.

Ganz vor kurzem erhielt ich den neuesten Aufsatz meines Kollegen Kubart, der sich mit der Steiermärkischen Tertiärflora befaßt, und besonders mit Braunkohlenhölzern aus dortigen Braunkohlenlagern. Kubart hat selbst an der Klärung der Verhältnisse der Holzanatomie der Taxodien mitgewirkt und zuerst die Anatomie von *Taxodium mexicanum* untersuchen können und dabei eine ähnliche Struktur wie bei *T. distichum* gefunden. Es ist nun äußerst interessant, daß er in dem von ihm auch untersuchten Zangtaler Vorkommen überhaupt nur *Taxodioxylon sequoianum*, d. h. das Holz von *Sequoia sempervirens* aufgefunden hat, also ein ähnliches Verhältnis, wie ich es vorläufig in der Rheinischen Braunkohle bemerkt hatte. Allerdings wird man für die letzteren Vorkommen noch mehr Material untersuchen müssen, bevor man ein positiveres Gesamturteil über die Rheinischen Braunkohlenkoniferen ausspricht. Kubart kommt im Verlauf seiner Untersuchungen zu einer ähnlichen Anschauung über die Bildung der dortigen Braunkohlen wie ich, und er konnte auch auf Grund der geologischen Verhältnisse das Zangtaler Vorkommen als Senkungsgebiet ansprechen, oder genauer gesagt, andere Geologen hatten dies schon vorher getan. Er hat sich weiter der Mühe unterzogen, die Vegetationsverhältnisse der verschiedenen *Taxodium*-Arten und Sequoien genauer zusammenzustellen. Die Sequoien wachsen auf einem feuchten Boden, in den feuchten Tälern; Sumpfnatur ist den Vorkommen aber fremd. Ähnlich ist es mit *Taxodium mexicanum* in Mexico, soviel man sehen kann. Kubart bemängelt dabei, wie auch schon in der Zeitschrift Braunkohle, meinen Ausdruck „Montanbaum“ für diese beiden Bäume. Ich gebe zu, daß der Ausdruck vielleicht nicht ganz klar gewählt ist, da er sich im allgemeinen in der botanischen Literatur nicht so findet, doch hat er ihn mißverstanden. Unter „Montanflora“ verstehe ich die Mittelgebirgsflora im Gegensatz zur Flachlandsflora; selbstredend beherbergen die Gebirgstäler ebensogut Montanflora wie die Berghänge selber. In diesem Sinne war mein Ausdruck Montanbaum durchaus berechtigt. Es ist mir im übrigen eine Befriedigung, zu sehen, daß der Braunkohlentypus, wie er in Mitteldeutschland so oft vertreten ist, sich auch in Österreich wiederfindet. Wir dürfen wohl von den weiteren Studien der Österreicher, wie Kubart selbst andeutet, noch manche Aufklärung in unserm Problem erwarten.

Literatur

Gothan, Fossile Koniferenhölzer von Senftenberg. Abh. Pr. G. L. A. N. F. 46, 1906, S. 155 ff.

Gothan, z. B. Neue Ansichten über die Bildung von Braunkohlenflözen. Ber. D. Bot. Ges. 1924, S. 76.

Kräusel, Über die Lignite von Senftenberg. Senckenbergiana 1920, S. 208.

Kräusel, (gleicher Titel). Ebenda. S. 258.

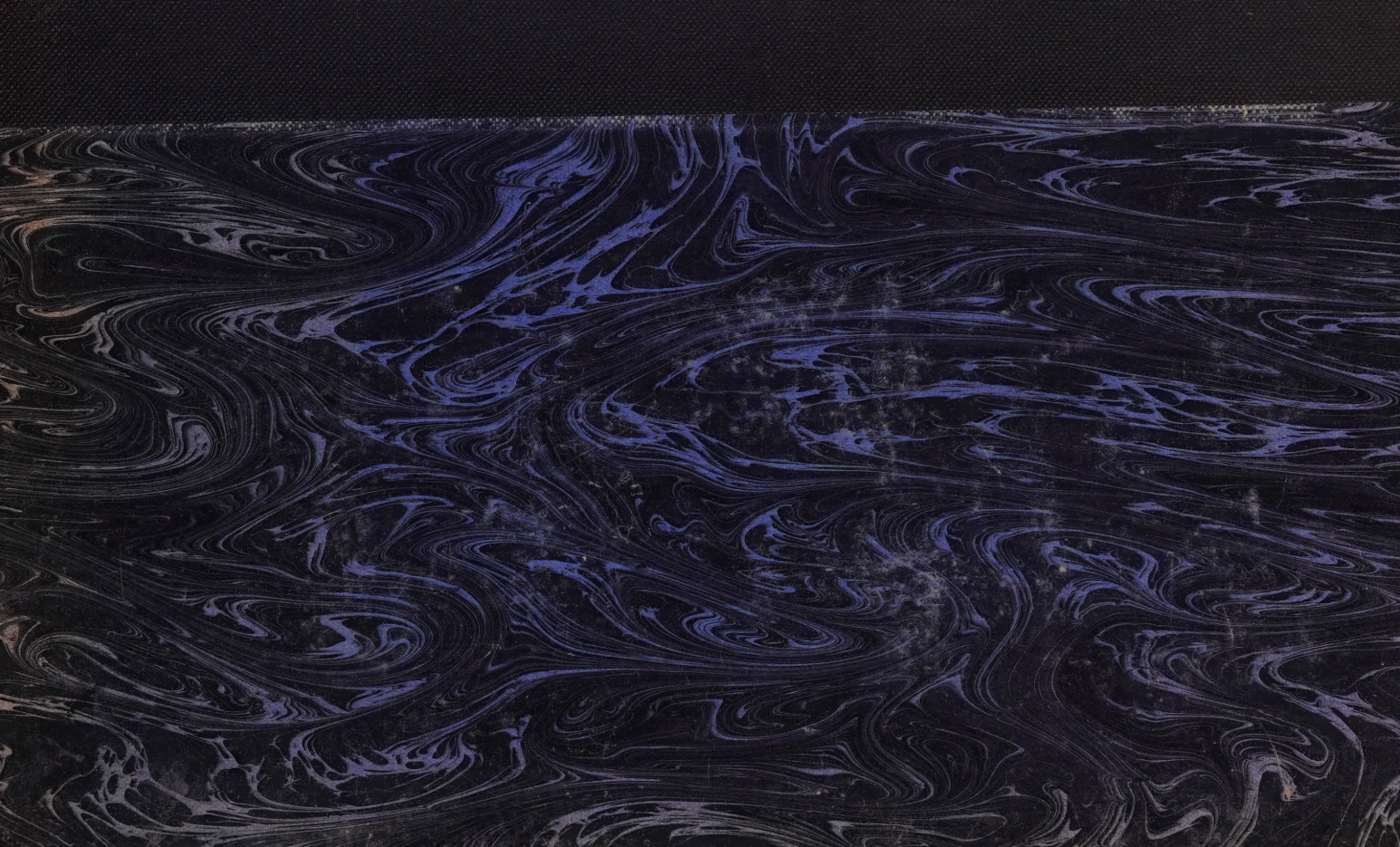
Kubart, Ist *Taxodium distichum* oder *Sequoia sempervirens* Charakterbaum der deutschen Braunkohle? Berichte D. Bot. Ges. 1921, S. 26 ff.

Kubart, B., Beiträge zur Tertiärflora der Steiermark nebst Bemerkungen über die Entstehung der Braunkohle. Arb. phytopal. Labor. Univ. Graz. I. 1924.

Teumer, Was beweisen die Stubbenhorizonte in den Braunkohlenflözen? Jahrb. Hall. Verband, 1922.

Register

Aetheotesta 29
Alloiopteris 133
Amyelon 37
Aneurophyton 97
Angaraflora (paläozoische) 74
Angiospermen, Alter der 5
Annularia maxima 80
antarkto-permokarbonische Flora 147
Aphlebien 123, 126
Aphyllineenflora 8
Archaeopteris 99
„Archaeosigillaria" primaeva 97
Arktische Tertiärflora 68 ff., 76, 83
arkto-karbonische Flora 73
armorikanisches Gebirge 119
Assimilationssystem 23
Asterophyllites 23, 109
Asteroxylon 24, 37, 91
Astromyelon 24, 26
Atemwurzeln 113
Barrandeina 97
Baumfarne 42, 123
Behaarung (d. Steinkohlenpfl.) 138
Bennettites albianus 41
Bewegungssysteme 28
Binnenbecken 120
Borkenbildung 139
Braunkohlen bildende Flora 169
Bröggeria 101
Buntsandsteinflora 162
Callipteris conferta 28, 146
Clathropteris 65
—, Rekonstr. 167
Clepsydropsis 103
Codonospermum 29
Cordaitenflöz 116
Cycadeoidea 41
cypress swamps 169
Devonflora 87 ff.
Dickenwachstum (sekundäres) 18 ff., 96
Dicroidium 149
Dictyophyllum 65
Disjunktionen 76
Dolomitknollen 107, 122
Drüsen 28
Durchlüftungssystem 24
Epiphyten 127
Favularienflöz 116
Flugorgane 28
Frech-Arrheniussche Kohlensäurehypothese 140
Gangamopteris 148
Gigantopterisflora 80
Glossopteris 148
Glossopterisflora s. Gondwanaflora
Glossopteropsis 74
Gnetopsis 28
Gondwanaflora 49, 73 ff., 147 ff.
—, Alter 150
—, Klima 154
Haliserites 93
Halophytismus (d. Steinkohlenflora) 108, 121
Hautsystem 22
Heterangium Grievei 29, 130
Hochmoor 117
Hohle Säule, Prinzip der 17, 96
Hornea 88
Hyenia 101
Juraflora 64, 74, 165
Karbonflora 102 ff. u. a.
Kauliflorie 136
Keuperflora 9, 165
Kletterpflanzen 128
Klimazonen 58 ff., 65, 66
Knospen, ruhende 44
Knowltons Klimahypothese 57
Kohlensäurehypothese 140
Korkholz 20
Kreideflora (untere u. obere) 74
Kulmflora 102
Kutinisierung 23
Lentizellen 25, 27, 114

Lepidodendron oculus felis 80
Lepidodendron Pedroanum 150
Lettenkohlenflora 168
Lianen 128
Lichtsinnesorgane 30
Ligninhypothese 21
limnische Becken 120
Linguifolium 150
Linopteris 99
Lonchopteris 99
Lyginodendron 16, 129
Makrophyllineen 8, 98
Marattiaceen 124
marine Horizonte 119 u. a.
Mariopteris muricata 132
Matonidium Goepperti (Rekonstr.) 166
Mikrophyllineenflora 8, 98
Moorkiefer (Wurzelstock) 112
Moostorf 116
Mycorrhiza 37
Myeloxylon 17
Neurogangamopteris 74
Noeggerathiopsis 148
Nyssa 172
Nyssa biflora 113
Oberdevonflora 9, 98
Palaeopitys 19, 97
Palaeothermalproblem 76
Pallisadenzellen 23
paralische Becken 120
Periodizitätserscheinungen 43 ff.
Phloem, Siebröhren 22
Phyllotheca 148
Pleuromeia 41
Pneumatophoren 113
Polarnacht 81 ff.
Pollen im Salzton 7
Polverschiebungen 68 ff.
Pseudobornia 99
Pseudosporochnus 97
Psilophytales 88
Psilophylon 88
Psygmophyllum 99
Rhexoxylon tetrapteridoides 21
Rhynia 88
Rhytidolepenflöz 116
Rotliegendflora 144 ff.
Schattenspendung (i. Steinkohlenmoor) 116, 128
Schilfsandsteinflora 168
Schizoneura 148
Schlingpflanzen 128
Schwimmgewebe 29
Sekretionsorgane 27
Senkungsfelder 141 u. a.
Sequoia 171 ff.
Sigillaria Brardi 150
Sparganum-Struktur 17
Spencerites 28
Sphenophyllen 134
Sphenophyllum speciosum 149
Sphenopteris elegans (adiantoides) 29
Sphenopteris Hoeninghausi 129
Spirorbis 105
Sporogonites 90
Steinkohlenflora (Klima) 117 ff.
Stigmarien(boden) 35, 141
Stigmaria-Wurzeln 25, 26
Taxodium 113
Taxodium distichum 170 ff.
Taxodium mexicanum (mucronatum) 174
Tertiärflora der Arktis (u. Antarktis) 58 ff.
Thinnfeldia odontopteroides 149
Torfdolomite 107, 122
Torftheorie 116, 169
Trapa 172
Varistisches Gebirge 119
Vereisung der Polarkalotten 65
Verholzung 20
Waldmoorcharakter (d. Steinkohlenflora) 115
Wealdenflora 63
Wegeners Kontinentalverschiebungshypothese 77 ff.
Wurzelboden 33
Xerophytismus 39 ff.
— der Steinkohlenflora 108 ff., 121
Zechsteinflora 158
Zirkumpolar-Ursprung d. Floren 60, 72 ff.
Zuwachszonen 45 ff., 139
Zygopterideen, Zygopteris 133
Zypressen-Sümpfe 169

Bot.
G.
195249
Author Gothan, Walther
Title Palaeobiologische Betrachtungen über die fossile Pflanzenwelt.
DATE.
NAME OF BORROWER.
University of Toronto Library
DO NOT REMOVE THE CARD FROM THIS POCKET
Acme Library Card Pocket
Under Pat. "Ref. Index File"
Made by LIBRARY BUREAU